Organizadores

Jacques H. C. Delabie, Rodrigo M. Feitosa,
José Eduardo Serrão, Cléa S. F. Mariano, Jonathan D. Majer

As formigas Poneromorfas do Brasil

Ilhéus-Bahia

Editora da UESC

2015

Prefácio

Karl von Frisch, ganhador do prêmio Nobel, biólogo comportamental e descobridor da comunicação pela dança em abelhas, observou que a vida desses insetos é como um poço mágico; quanto mais você tirar dele, mais ele se enche de água. Mas o que ele teria dito sobre o mundo das formigas, ou mesmo sobre o mundo das poneromorfas? Um único gênero de abelhas com apenas nove espécies é tão excitante e há tantas coisas para descobrir que dá para preencher a vida científica de centenas de geneticistas, etólogos e ecologistas, para não mencionar os milhares de apicultores e funcionários dos centros de pesquisa sobre abelhas. O que, então, podemos esperar dos aproximadamente 70 gêneros de Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae e Proceratiinae, representados por cerca de 1.800 espécies?

Mesmo uma rápida olhada nas fotografias de microscopia eletrônica de varredura do catálogo de Bolton ilustrando os gêneros de formigas do mundo deveria despertar o interesse de qualquer um que gosta da natureza. O que *Thaumatomyrmex* está fazendo no mundo com os suas forquilhas faciais? Por que *Discothyrea* mantém constantemente seu abdômen enrolado? E como é a sensação de ser picado pelas tocandeiras gigantes do gênero *Paraponera*?

Além destas reflexões espontâneas de amador, os mirmecólogos do mundo inteiro têm considerado as poneromorfas por muito tempo modelos ideais para estudar diversos aspectos da vida social das formigas, para desvendar sua função nos ecossistemas, e usá-las para redesenhar a evolução precoce da eusocialidade. Em particular, espécies sem nenhuma diferença morfológica entre reprodutores e não reprodutores, tais como as *Dinoponera* ou diversas *Platythyrea*, tornaram-se modelos estimulantes para pesquisar como indivíduos morfologicamente uniformes puderam alcançar uma divisão de trabalho reprodutivo estável e como conflitos familiares entre indivíduos totipotentes são resolvidos. Outros táxons foram utilizados para elucidar a ação de poderosos e, às vezes alergênicos, venenos, a flexibilidade dos sistemas de comunicação química e acústica, ou a evolução do cariótipo.

A presente compilação cobre grande parte do que é preciso saber sobre as formigas poneromorfas neotropicais. Seus 30 capítulos bem escolhidos dão uma visão geral apropriada sobre a sua história taxonômica, ecologia e comportamento, e serão de grande ajuda para todos que estudam as formigas nas Américas do Sul e Central. Ela vai certamente interessar entomólogos novatos e amadores interessados pela Mirmecologia e, desta forma, garante que, assim como a abelha mágica de von Frisch o fez perfeitamente, a pesquisa vai continuar a produzir resultados excitantes e deslumbrantes sobre o mundo fascinante das formigas.

Jürgen Heinze
LS Zoologie / Evolutionsbiologie
Universität Regensburg
D-93040 Regensburg
http://www.uni-regensburg.de/evolution

Preface

Karl von Frisch, Nobel-prize winning behavioral biologist and discoverer of the dance communication in honeybees, remarked that the life of bees is like a magic well; the more you draw from it, the more it fills with water. But what would he have said about the world of ants, or even about the world of poneromorph ants? Just one genus of honeybees with some nine species provides so much excitement and so many things to discover as to fill the scientific lives of hundreds of geneticists, ethologists, and ecologists, not to mention the thousands of beekeepers and employees of bee institutes. What then, can we expect from the approximately 70 genera of Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae and Proceratiinae, representing a total of close to 1800 species?

Even a brief browsing through the scanning electron photographs of ants in Bolton's catalogue of the ant genera of the world would certainly arouse the interest of everyone fond of nature. What in the world is *Thaumatomyrmex* doing with its facial manure forks? Why is *Discothyrea* steadily curling its abdomen? And how might it feel to be stung by giant *Paraponera* bullet ants?

Apart from these spontaneous amateur musings, myrmecologists around the world have long regarded poneromorph ants as ideal models to study various aspects of the social life of ants, to uncover their role in ecosystems, and to use them to redraw the early evolution of eusociality. In particular, species without morphological differences between reproductives and non-reproductives, such as *Dinoponera* or several *Platythyrea*, have become attractive systems for investigating how morphologically uniform individuals achieve a stable division of reproductive labor and how kin conflict among totipotent individuals is resolved. Other taxa have served to elucidate the action of potent and sometimes allergenic venoms, the flexibility of chemical and acoustic communicatory systems, or karyotype evolution.

The present compilation covers much of what there is to know about Neotropical poneromorphs. Its 30 well-chosen chapters give an overview about their taxonomic history, ecology, and behaviour and will be an enormous help for everybody studying ants in Central and South America. It will certainly attract novice entomologists and perhaps also interested amateurs to myrmecology and in this way guarantees that, like von Frisch's magic honeybee well, research will continue to yield exciting and stunning results about the fascinating world of ants.

Jürgen Heinze
LS Zoologie / Evolutionsbiologie
Universität Regensburg
D-93040 Regensburg
http://www.uni-regensburg.de/evolution

Sumário

1

As formigas Poneromorfas do Brasil - Introdução

Jacques H. C. Delabie, Rodrigo M. Feitosa,
José Eduardo Serrão, Cléa S. F. Mariano, Jonathan D. Majer

Resumo

Com 55 gêneros e 1.611 espécies atualmente descritas, o grupo de formigas "Poneromorfas" corresponde globalmente às diferentes subfamílias que, juntas, representavam as tribos da subfamília Ponerinae antes da classificação supra-genérica dos Formicidae por Bolton, publicada em 2003. Esse agrupamento artificial agrega o grande conjunto de táxons formado pelas subfamílias Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae (no seu sentido atual) e Proceratiinae. Essas formigas possuem em comum uma grande diversidade em ambientes nativos, além de possuírem numerosas características morfológicas e comportamentais que fazem com que elas sejam muitas vezes chamadas "basais" ou "primitivas". A presente obra apresenta um conjunto de estudos originais ou revisões bibliográficas que focalizam diversas áreas do conhecimento versado às ciências biológicas, tais como taxonomia, genética, citogenética, morfologia, farmacologia, ciências do comportamento, agronomia, ecologia, biogeografia e biomonitoramento. Esses estudos foram realizados no decorrer do projeto "Rede Multidisciplinar de Estudos sobre Formigas Poneromorfas do Brasil", que recebeu apoio das agências de financiamento à pesquisa *Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia* (FAPESB) e *Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico* (CNPq).

DELABIE, Jacques H. C.; FEITOSA, Rodrigo; SERRÃO, José Eduardo; MARIANO, Cléa; MAJER, Jonathan. As formigas Poneromorfas do Brasil - Introdução. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 9-12.

Abstract

The poneromorph ants of Brazil: Introduction - With 55 genera and 1,611 species currently described, the ants collectively referred to as "Poneromorphs" globally correspond to those subfamilies that formerly represented tribes of the subfamily Ponerinae, prior to the supra-generic classification of Formicidae by Bolton, published in 2003. This artificial grouping aggregates a large set of taxa that are now contained within the subfamilies Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae (in its modern sense) and Proceratiinae. These ants share a great diversity in native environments and possess many morphological and behavioural characteristics that lead to them being considered "basal" or "primitive". This book presents a set of original studies and literature reviews that focus on different areas of knowledge, such as taxonomy, genetics, cytogenetics, morphology, pharmacology, behavioural sciences, agronomy, ecology, biogeography and biomonitoring. These studies were carried out as part of the project entitled "Multidisciplinary Study Network on Poneromorph Ants of Brazil", which received support from the research funding agencies *Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia* (FAPESB) and *Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico* (CNPq).

Durante os quarenta últimos anos, inúmeras pesquisas sobre a biologia das formigas (Hymenoptera: Formicidae) permitiram enormes progressos na compreensão do extraordinário sucesso ecológico e evolutivo desses insetos sociais (WARD, 2014). Uma das consequências lógicas foi uma verdadeira revolução na taxonomia e filogenia desta família. Graças à contribuição crescente de novas tecnologias para aquisição de fontes originais de dados biológicos (p.e. citogenética, biologia molecular e microscopia eletrônica), assim como através do uso generalizado do método cladístico nos estudos de sistemática, quase todas as subfamílias de formigas sofreram revisões recentes e, por consequência, novas classificações foram propostas. Nesse contexto, Bolton (2003) publicou uma nova classificação supra-genérica dos Formicidae. As subfamílias de formigas foram agrupadas em grupos sistemáticos informais, cujo prefixo é o da mais antiga subfamília descrita em cada grupo (p. e., formicomorfos, myrmicomorfos, poneromorfos, entre outros.). O que designamos "poneromorfas" a seguir constitui um desses grupos, objeto focal da obra aqui apresentada.

O grupo "poneromorfo" foi criado a fim de designar o grande conjunto de táxons formado pelas subfamílias Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae [*sensu stricto*, Bolton (2003)], e Proceratiinae. Taxonomicamente, com 55 gêneros e 1.611 espécies descritas (BOLTON, 2014), o grupo "poneromorfo" corresponde globalmente às diferentes tribos que, juntas, estabeleciam a subfamília Ponerinae na sua antiga definição [*sensu lato*, Bolton (1990a,c)]. Morfologicamente, todas as suas espécies se caracterizam principalmente pela fusão tergo-esternal do quarto segmento abdominal (BOLTON, 1990a, 2003; WARD, 1994). Estas formigas se distribuem em todas as regiões zoogeográficas do mundo e ocupam uma grande diversidade de nichos ecológicos, sendo tanto pequenas e crípticas como grandes e notáveis (OUELETTE et al., 2006). Evolutivamente, apesar das subfamílias poneromorfas formarem um agrupamento muito heterogêneo de táxons, tanto morfologicamente como do ponto de vista comportamental e social (WHEELER, 1910; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; WILSON; HÖLLDOBLER, 2005; OUELETTE et al., 2006), estas são, sobretudo, consideradas como globalmente "primitivas" dentro das formigas. Por isso, vários estudos filogenéticos utilizando dados morfológicos (GRIMALDI et al., 1997; HASHIMOTO, 1996a, 1996b; KELLER, 2000, 2011; WARD, 1994) e/ou moleculares (SAUX et al., 2004; SULLENDER; JOHNSON, 1998; WARD; BRADY, 2003; WARD; DOWNIE, 2005; BRADY et al., 2006; OUELETTE et al., 2006; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014) apontam que as poneromorfas são de fato um agrupamento artificial.

Apesar da parafilia, as poneromorfas compartilham os seguintes caracteres morfológicos

por convergência: (1) orifício da glândula metapleural nunca coberto por uma franja dorsal da cutícula; (2) lobos propodeais presentes; (3) cintura formada por um segmento (pecíolo), separado posteriormente do segmento abdominal III por uma constrição; (4) esternito do hélcio retraído e coberto pelo tergito; (5) segmento abdominal IV com pré-escleritos e usualmente uma constrição em forma de anel presente; (6) espiráculos nos segmentos abdominais V a VII cobertos pelas margens posteriores dos tergitos anteriores; (7) aparelho de ferrão presente e frequentemente bem desenvolvido. Além desses caracteres morfológicos, há outros de natureza comportamental ou ecológica que, também por convergência, sugerem certa unidade funcional entre estas formigas, justificando o esforço particular em estudá-las.

Atualmente, Formicidae é composta por 16 subfamílias, englobando cerca de 13.000 espécies descritas, distribuídas em aproximadamente 330 gêneros (BOLTON, 2014). Entre os invertebrados, as formigas formam, em geral, um dos grupos melhor estudados pelos entomologistas. Entre as formigas, as poneromorfas certamente possuem as espécies que mais chamam a atenção dos pesquisadores, em razão da sua diversidade em ambientes nativos das regiões tropicais, mas também, principalmente, em razão das características morfológicas e comportamentais menos derivadas ("mais primitivas") que elas possuem em comum, fazendo com que esses animais estejam entre os organismos sociais mais estimulantes intelectualmente a estudar. Foi observado que, no Brasil, há uma abundante literatura científica regularmente produzida sobre essas formigas, fruto das numerosas pesquisas realizadas. No entanto, a maioria dessas é feita individualmente ou independentemente por pesquisadores ou grupos isolados cientificamente ou mesmo geograficamente. Nossa intenção foi organizar os esforços desses grupos com interesses convergentes numa rede onde foram compartilhados o conhecimento e a experiência dos colaboradores, agregando interesses de entomólogos, agrônomos, etólogos, ecólogos, microbiologistas, biólogos forenses, geneticistas, biólogos moleculares, citogeneticistas entre outros; a maioria com experiência já comprovada sobre aspectos da biologia das formigas poneromorfas. Em consequência, as pesquisas desenvolvidas interessam as mais diversas áreas das ciências biológicas, tais como genética, microbiologia, medicina, agronomia, ecologia, biogeografia, ciências do comportamento e farmacologia.

As formigas "poneromorfas" geralmente vivem em pequenas populações, com pouca variação morfológica entre operárias, praticamente com ausência de polimorfismo, castas de fêmeas (=rainha e operária) pouco diferenciadas e capacidade de recrutamento limitada, características consideradas basais na história evolutiva do grupo. Outro ponto de interesse é que as espécies pertencentes ao grupo são formigas consideradas predadoras por excelência (JIMÉNEZ et al., 2008), fato que tem numerosas implicações práticas; por exemplo, o conhecimento sobre o seu potencial como predadoras de insetos e outros organismos nocivos às lavouras, pode levar a importantes avanços em estudos sobre a redução de prejuízos agrícolas provocados por pragas em diversos cultivos. Além disso, as formigas pertencentes a esse grupo, em geral, são bem mais frequentes em áreas conservadas do que em áreas antropizadas. Desse modo, estudos relacionados a esse grupo podem ajudar no monitoramento da qualidade ambiental em áreas avaliadas e fornecer argumentos para embasar medidas legais visando à implantação de unidades de conservação, por exemplo.

Referências

BOLTON, B. Abdominal characters and status of the Cerapachyinae ants (Hymenoptera, Formicidae). **Journal of Natural History**, v. 24, 53–68, 1990a.

BOLTON, B. Army ants reassessed: the phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera, Formicidae). **Journal of Natural History**, v. 24, 1339–1364, 1990b.

BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. Florida. **Memoirs of the American Entomological Institute**, Gainesville. 2003. 370 p.

BOLTON, B. **An online catalog of the ants of the world**. Available from <http://antcat.org>. (accessed [17.x1.2014]).

BRADY, S. G.; SCHULTZ, T. R.; FISHER, B. L.; Ward, P. S. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 13(48): 18172-18177, 2006.

GRIMALDI, D.; AGOSTI, D.; CARPENTER, J. M. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in *Cretaceous amber* from New Jersey, and their phylogenetic relationships. **American Museum Novitates**, 3208: 1-43, 1997.

HASHIMOTO, Y. Skeletomuscular modifications associated with the formation of an additional petiole on the anterior abdominal segments in aculeate Hymenoptera. **Japanese Journal of Entomology**, 64:340-356, 1996.

HÖLLDOBLER B., WILSON, E. O. **The Ants**. Harvard University Press USA. 1990. 732p.

JIMÉNEZ, E.; FERNÁNDEZ F.; Milena Arias T.; LOZANO-ZAMBRANO F. H. (Eds.). **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia**, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, 241-283. ISBN 978-958-8343-18-1

KELLER, R. A. Cladistics of the tribe Ectatommini (Hymenoptera: Formicidae): a reappraisal. **Insect Systematics; Evolution**, 31 (1), 59-69, 2000.

KELLER, R. A. A phylogenetic analysis of ant morphology (Hymenoptera: Formicidae) with special reference to the poneromorph subfamilies. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 355: 1-90, 2011.

OUELLETTE, G. D.; FISHER B. L.; GIRMAN D. J. Molecular systematics of basal subfamilies of ants using 28S rRNA (Hymenoptera: Formicidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 40: 359–369, 2006.

SAUX, C.; FISHER, B. L.; SPICER, G. S. Dracula ant phylogeny as inferred by nuclear 28S rDNA sequences and implications for ant systematics (Hymenoptera: Formicidae: Amblyoponinae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 33: 457–468, 2004.

SCHMIDT, C. A.; S. O. SHATTUCK. The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of Ponerine ecology and behavior. **Zootaxa**, v. 3817, n. 1, p. 001-242, 2014.

SULLENDER, B.W., JOHNSON, M. J. A preliminary molecular phylogeny for the Formicidae. Social insects at the turn of the millenium. In: Schwarz, M.P., Hogendoorn K. (Eds.), **Proceedings of the XIII International Congress of IUSSI**, Adelaide Australia. 1999. p. 535.

WARD, P. S. *Adetomyrma*, an enigmatic new ant genus from Madagascar (Hymenoptera: Formicidae), and its implications for ant phylogeny. **Systematic Entomology**, 19: 159-175, 1994.

WARD, P. S. The phylogeny and evolution of ants. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 45: 23-43, 2014.

WARD, P. S.; BRADY, S. G. Phylogeny and biogeography of the ant subfamily Myrmeciinae (Hymenoptera: Formicidae). **Invertebrate Systematics**, 17: 361-386, 2003.

WARD P. S.; DOWNIE, D. A. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): phylogeny and evolution of big-eyed arboreal ants. **Systematic Entomology**, 30**:** 310-335, 2005.

WHEELER, W. M. *Ants:* **Their structure, development and behavior**. New York, Columbia University Press. 1910.

WILSON, E. O.; HÖLLDOBLER, B. Eusociality: origin and consequences. **Proceedings of the National Academy of Sciences of America**, 102 (38): 13367-13371, 2005.

2

A subfamília Amblyoponinae na Região Neotropical

Flavia A. Esteves, Brian L. Fisher

Resumo

A subfamília Amblyoponinae apresenta distribuição global e na região Neotropical inclui os gêneros *Paraprionopelta* Kusnezov, *Prionopelta* Mayr e *Stigmatomma* Roger.

Neste capítulo, apresentamos uma introdução à esta subfamília, destacando alguns aspectos de sua sistemática. Fornecemos informações sobre distribuição e biologia, e diagnoses para fêmeas e machos dos gêneros de Amblyoponinae de distribuição Neotropical. Incluímos imagens de alta resolução para ilustrar os gêneros que ocorrem nesta região biogeográfica.

Finalizamos o capítulo ressaltando alguns empecilhos para um maior conhecimento da biologia e taxonomia da subfamília na região Neotropical. Infelizmente, todos os três gêneros presentes nesta região possuem problemas com relação à delimitação de suas espécies. *Paraprionopelta* é apenas conhecida por machos; *Prionopelta amabilis*, *P. antillana* e *P. marthae* não podem ser claramente identificadas com os caracteres morfológicos atualmente disponíveis; e a maioria das espécies de *Stigmatomma* precisa de redescrições mais detalhadas para que caracteres ambíguos, e amplamente utilizados atualmente, sejam substituídos por outros de maior valor diagnóstico. Por fim, apresentamos soluções para que estes problemas sejam superados.

ESTEVES, Flavia A.; FISHER, Brian L. A subfamília Amblyoponinae na região Neotropical. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 13-22.

Abstract

The subfamily Amblyoponinae in the Neotropical Region - The subfamily Amblyoponinae is widespread around the globe, and in the Neotropical bioregion includes the genera *Paraprionopelta* Kusnezov, *Prionopelta* Mayr and *Stigmatomma* Roger.

In this chapter, we offer an overview of the subfamily and highlight aspects of its systematics; and provide information on biology, distribution, and diagnosis for females and males of Amblyoponinae genera distributed in the Neotropics. We also included high-resolution images to illustrate the genera that occur in that bioregion.

We finalize this chapter by highlighting some issues for a comprehensive knowledge of the subfamily's biology and taxonomy in the Neotropical region. Unfortunately, all the three genera possess problems related to the identification of their species. *Paraprionopelta* is just known by the male caste; *Prionopelta amabilis*, *P. antillana* and *P. marthae* cannot be clearly called apart with the morphological characters currently available; and the majority of *Stigmatomma* species need more detailed descriptions, so that ambiguous characters, currently broadly used, may be replaced by others with higher diagnostic value. Finally, we present solutions to overcome these issues.

Introdução

A subfamília Amblyoponinae se distribui globalmente e atualmente agrupa os gêneros: *Adetomyrma* Ward (1994: 160); *Amblyopone* Erichson (1842: 260); *Apomyrma* Brown, Gotwald e Lévieux (1971: 259); *Bannapone* Xu (2000: 299); *Concoctio* Brown (1974: 29); *Myopopone* Roger (1861: 49); *Mystrium* Roger (1862: 245); *Onychomyrmex* Emery (1895: 349); *Opamyrma* Yamane, Bui e Eguchi (2008, 56); *Paraprionopelta* Kusnezov (1955: 270); *Prionopelta* Mayr (1866: 503); *Stigmatomma* Roger (1859: 250); *Xymmer* Santschi (1914: 311); além do gênero fóssil *Casaleia* Pagliano e Scaramozzino (1990: 5). Atualmente são reconhecidas mais de 130 espécies para a subfamília (BOLTON, 2014).

O velho mundo possui a maior diversidade genérica de Amblyoponinae. A região Indomalaia é a mais diversa, com sete gêneros (*Bannapone*, *Myopopone*, *Mystrium*, *Opamyrma*, *Prionopelta*, *Stigmatomma* e *Xymmer*), seguida pelas regiões Australiana e Afrotropical, ambas com seis gêneros (*Amblyopone*, *Myopopone*, *Mystrium*, *Onychomyrmex*, *Prionopelta* e *Stigmatomma*; *Apomyrma*, *Concoctio*, *Mystrium*, *Prionopelta*, *Stigmatomma* e *Xymmer*, respectivamente). A região Neotropical possui 3 gêneros: *Paraprionopelta*, *Stigmatomma* e *Prionopelta* (ANTWEB, 2014a; BOLTON, 2014).

Sistemática

A relação de parentesco entre as linhagens de formigas com ramificação mais antiga, incluindo Amblyoponinae, ainda é incerta (BRADY et al., 2006; KÜCK et al., 2011; MOREAU; BELL, 2013), limitando nossa compreensão sobre os fatores que moldaram a evolução das formigas, e nossa habilidade para testá-los (WILSON e HÖLLDOBLER, 2005; LUCKY et al., 2013; MOREAU; BELL, 2013). Felizmente, o nosso conhecimento sobre a biologia evolutiva de formigas aumentou muito ao longo da última década (BOLTON, 2003; BRADY et al., 2006; MOREAU et al., 2006; RABELING et al., 2008; MOREAU, 2009; KÜCK et al., 2011; MOREAU; BELL, 2013; BRADY et al., 2014; WARD et al., 2014), e um dos resultados é que Amblyoponinae voltou a ser reconhecida como subfamília (BOLTON, 2003).

A relação filogenética entre os gêneros de Amblyoponinae também não está perfeitamente resolvida, mas caminhamos muito nesta direção. A subfamília aparentemente é formada por dois clados (BRADY et al., 2006; OULLETTE et al., 2006; SAUX et al., 2004): (1) *Adetomyrma* + *Bannapone*, *Myopopone* + *Mystrium* + *Paraprionopelta* + *Stigmatomma* + *Xymmer*; e (2) *Amblyopone* + *Concoctio* + *Onychomyrmex* + *Prionopelta* (YOSHIMURA e FISHER, 2012; FISHER, B.L., dados ainda não publicados); a posição de

Apomyrma e *Opamyrma* não é conhecida. A delimitação dos gêneros dessa subfamília também está passando por transformações – *Stigmatomma* e *Xymmer* são aceitos novamente como gêneros depois de um longo tempo sinomizados em *Amblyopone* (YOSHIMURA; FISHER, 2012), e dados preliminares indicam a polifilia de *Stigmatomma* (FISHER, B.L., dados ainda não publicados).

Gêneros de Amblyoponinae da Região neotropical

Paraprionopelta Kusnezov, 1955

Paraprionopelta é conhecida por apenas uma espécie, *Paraprionopelta minima* Kusnezov (1955: 271), baseada na descrição de machos coletados na região de Tucumã, Argentina.

Os espécimes deste gênero foram coletados em diferentes ocasiões em Tucumã, Argentina, através de armadilhas luminosas, e assim, nada se sabe sobre sua biologia. Desde então, machos de Amblyoponinae que possuem caracteres semelhantes aos de *Paraprionopelta* foram coletados na Nicarágua, e suas imagens estão disponíveis em Antweb.org (2014b; CASENT0628950).

Diagnose

Mandíbulas com um dente. Antena com 10 segmentos (Figura 2-1A). Fórmula palpal 2:2 (2 maxilares e dois labiais) (KUSNEZOV, 1955). Cabeça oblonga (Figura 2-1A). Notaulus ausente ou fracamente desenvolvido. Pigóstilos presentes.

Prionopelta Mayr, 1866

Prionopelta possui atualmente 21 espécies válidas no mundo, das quais 5 ocorrem na região Neotropical: *P. amabilis* Borgmeier (1949: 203); *P. antillana* Forel (1909: 239); *P. marthae* Forel (1909: 240); *P. modesta* Forel (1909: 241); e *P. punctulata* Mayr (1866: 505).

Este gênero de formigas geralmente ocorre em habitats de florestas úmidas e nidifica dentro de troncos podres sobre o solo, nas camadas superficiais do solo, em frutos podres e secos sobre o solo, e no interior do solo.

O conhecimento atual sobre o comportamento de *Prionopelta* é derivado basicamente de três estudos baseados em observações de colônias cativas de *P. amabilis* (HOLLDOBLER; WILSON, 1986; HOLLDOBLER et al., 1992) e *P. kraepelini* Forel (1905: 3) (ITO; BILLEN, 1998). Em *P. amabilis*,

Figura 2-1 – Parátipo de *Paraprionopelta minima* (CASENT0172797): (A) vista dorsal da cabeça e (B) lateral do - corpo. Imagens: April Nobile; disponível em AntWeb.org.

as colônias são polidômicas (também descrito para *P. modesta*; BROWN, 1960) e podem conter mais de 700 operárias e uma ou duas rainhas. Aparentemente as colônias de *P. kraepelini* são monogínicas. Todas as operárias de *P. amabilis* parecem ser capazes de botar ovos tróficos, os quais podem ser a fonte principal de alimento da rainha (esta se alimenta também de hemolinfa larval em *P. kraepelini*).

Aparentemente, o recrutamento em *P. amabilis* é feito através de vibrações corporais e secreções de uma glândula exócrina localizada no basitarso posterior; as operárias atacam presas vivas e as transportam de volta para a colônia, onde as larvas de alimentam diremente sobre elas (também observado em *P. modesta*; BROWN, 1960). Em cativeiro, *P. amabilis* prefere se alimentar de Campodeidae (Diplura), apesar de também aceitar centípedes geofilomorfos e outros poucos artrópodos. Operárias mais novas desta espécie cuidam principalmente dos imaturos, enquanto operárias mais velhas podem cuidar dos imaturos, da rainha, além de serem reponsáveis pelo forrageamento. Fragmentos do casulo das pupas são usados para forrar a câmera ocupada pelas pupas, provavelmente para mantê-la seca. Trofalaxia e transporte de alimento entre adultos de *P. amabilis* nunca foi observado, e aparentemente não existe ferormônio de alarme.

Diagnose

Fêmeas (Figura 2-2): Mandíbula estreita e curta, subtriangular, armada com 3 dentes (Figura 2-2A). Margem anterior do clípeo convexa ou moderadamente projetada, armada com pequenas setas dentiformes (Figura 2-2A). Olhos compostos reduzidos nas operárias, localizados posteriormente à linha média da cabeça. Antena com 12 segmentos, raramente com 11; três ou quatro segmentos apicais alargados e alongados (Figura 2-2A). Fórmula palpal 2:2 (2 maxilares e 2 labiais) em todas as castas (BROWN, 1960). Espécimes geralmente pequenos e despigmentados.

Machos (Figura 2-3): Antenas com 13 segmentos; escapos curtos. Mandíbulas com dois dentes. Notaulus desenvolvido. Cor mais escura que a das fêmeas.

Identificação das espécies neotropicais

A chave mais atual disponível para identificação das espécies de *Prionopelta* da região

FIGURA 2-2 – *Prionopelta amabilis*. Operária (CASENT0260460): (A) vista dorsal da cabeça, (B) dorsal do corpo e (C) lateral do corpo. Imagens: Will Ericson; disponível em AntWeb.org.

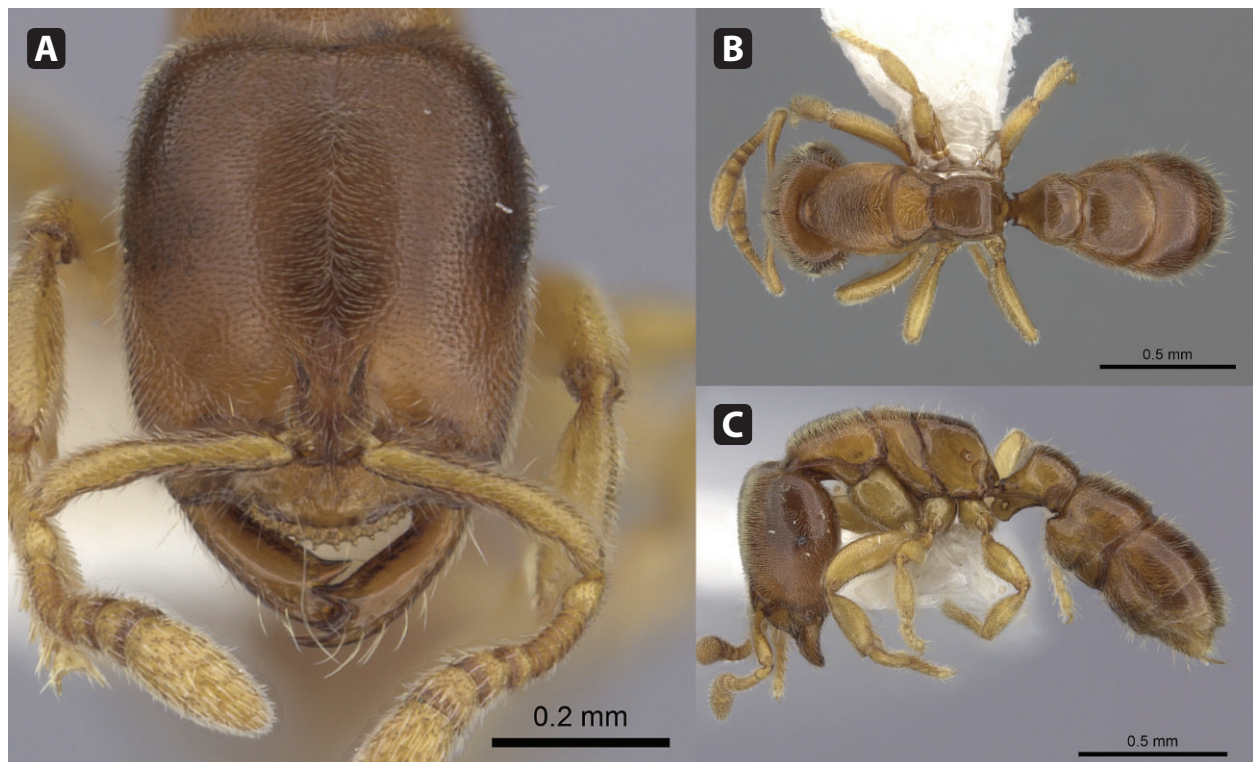
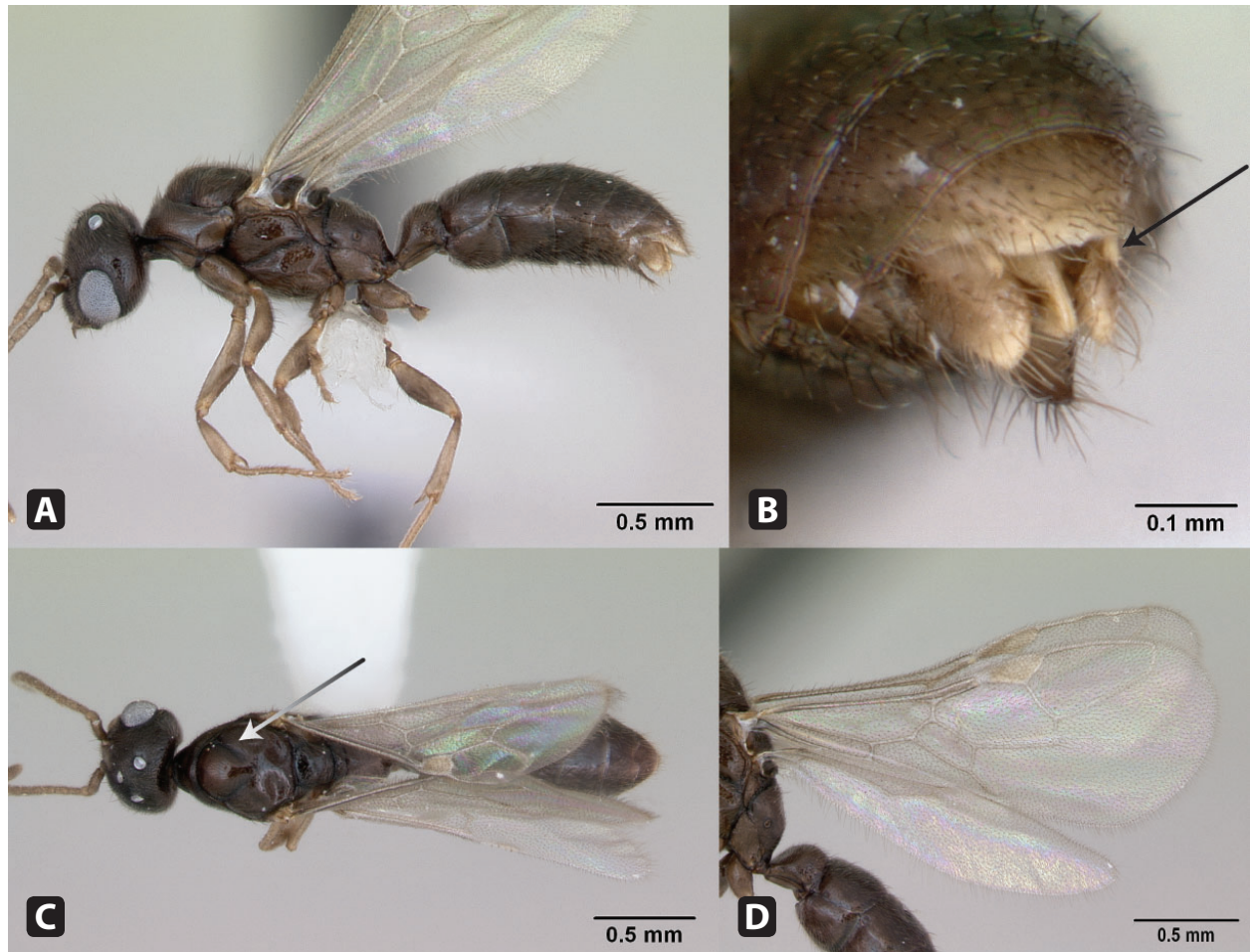



FIGURA 2-3 – Macho de *Prionopelta punctulata* (CASENT0173508). A: vista lateral do corpo; B: ápice do gáster retratando telômeros, aedeagus e pigóstilos (indicado pela seta); C: vista dorsal do corpo; (D) asas. Imagens: April Nobile; disponível em AntWeb.org.

Neotropical (ARIAS-PENNA, 2008; modificada a partir de BROWN, 1960) possui alguns problemas: ignora a existência de *P. marthae,* nome atualmente válido (BROWN, 1965; BOLTON, 2014); e utiliza localização geográfica para diferenciar *P. amabilis* de *P. antillana*, que, no entanto, ocorrem em simpatria.

Uma nova chave baseada nas descrições existentes para as espécies e nas imagens dos espécimes tipo, disponíveis em Antweb.org, será em breve publicada (ESTEVES; FISHER, em preparação).

Stigmatomma Roger, 1859

Stigmatomma possui atualmente 67 espécies válidas no mundo, além de duas espécies fósseis. Na região Neotropical são encontradas 14 espécies: *S. agostii* (Lacau e Delabie, 2002: 36); *S. armigerum* (Mayr, 1887: 547); *S. bierigi* Santschi (1930: 75); *S. chilense* (Mayr, 1887: 547); *S. cleae* (Lacau e Delabie, 2002: 34); *S. degeneratum* (Borgmeier, 1957: 111); *S. egregium* (Kusnezov, 1955: 274); *S. elongatum* Santschi (1912: 519); *S. falcatum* (Lattke, 1991: 1); *S. heraldoi* (Lacau e Delabie, 2002: 37); *S. lurilabes* (Lattke, 1991: 2); *S. monrosi* (Brown, 1960: 188); *S. mystriops* (Brown, 1960: 185); e *S. orizabanum* (Brown, 1960: 190).

Este é o gênero mais diverso de Amblyoponinae (BOLTON, 2014). Possui distribuição global, e seus representantes são geralmente encontrados em hábitats úmidos, nidificando dentro de troncos podres sobre o solo e no interior do solo. *Stigmatomma pluto*, por exemplo, nidifica entre 10 e 30cm de profundidade no solo; o ninho é formado por câmeras pequenas (altura máxima de 3cm) (GOTWALD; LÉVIEUX, 1972).

Assim como outras Amblyoponinae, os membros de *Stigmatomma* são predadores especializados de outros artrópodes, especialmente quilópodos geofilomorfos (BROWN, 1960; GOTWALD; LÉVIEUX, 1972) – observações indicam que até 80% da dieta de *S. silvestrii* é composta por

estes quilópodos (MASUKO, 1993), por exemplo. Em colônias cativas desta espécie, a operária aborda a presa com as mandíbulas abertas a um ângulo de 70-80°, e quando o par de setas longas e flexíveis, localizadas na margem anterior do clípeo, toca o corpo da presa, as mandíbulas se fecham com um único e rápido golpe contra a vítima (MASUKO, 1993).

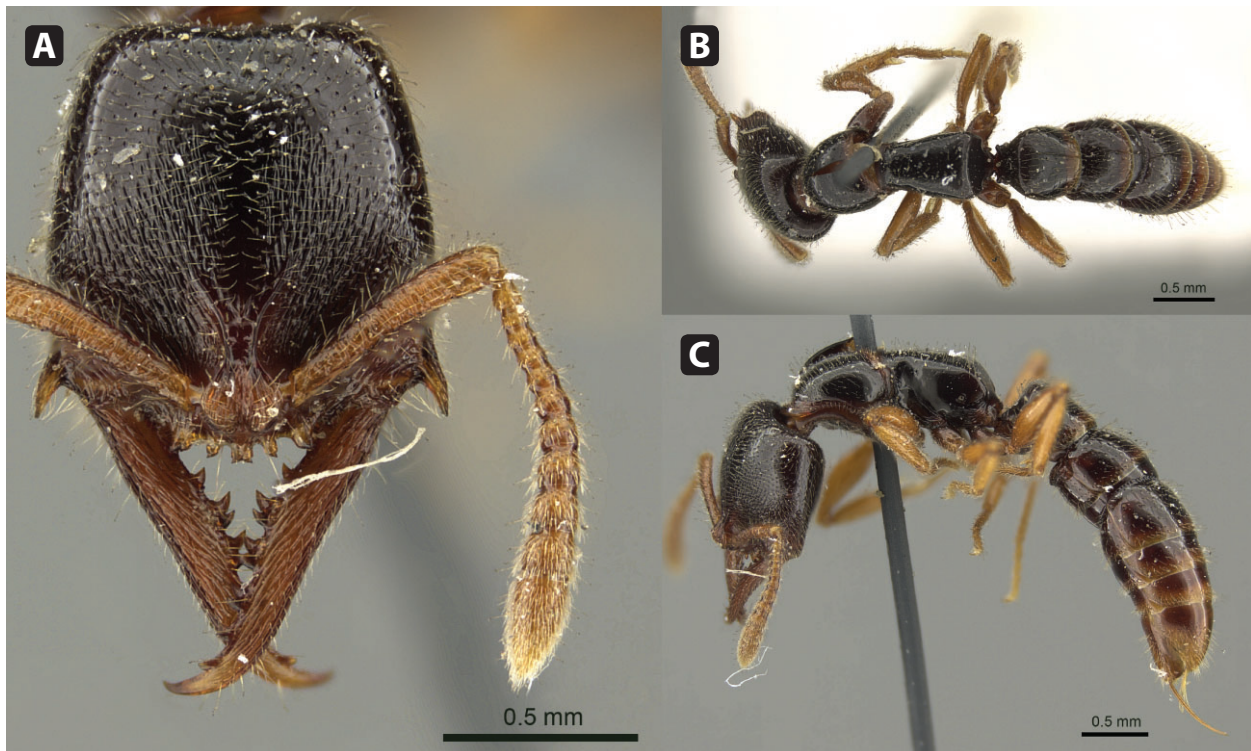
Operárias de *Stigmatomma* são consideradas caçadoras solitárias (TRANIELLO, 1978; MASUKO, 1993), no entanto, existem registros de recrutamento para *S. reclinatum* (ITO, 1993a; BILLEN et al., 2005). Nesta espécie, quando uma operária subjuga uma presa grande, outras operárias são recrutadas (ITO, 1993a) através de uma trilha de feromônios excretados por uma glândula epitelial presente na face dorsal do pretarso da perna posterior (BILLEN et al., 2005).

Aparentemente colônias de algumas espécies de *Stigmatomma* são constantemente movidas para que as larvas se alimentem diretamente de presas grandes, que por causa do tamanho, inviabilizam seu transporte para o ninho (BROWN, 1960; MASUKO, 1993). No entanto, informações mais detalhadas sobre esse comportamento são escassas, provavelmente devido ao hábito hipogeico das espécies do gênero.

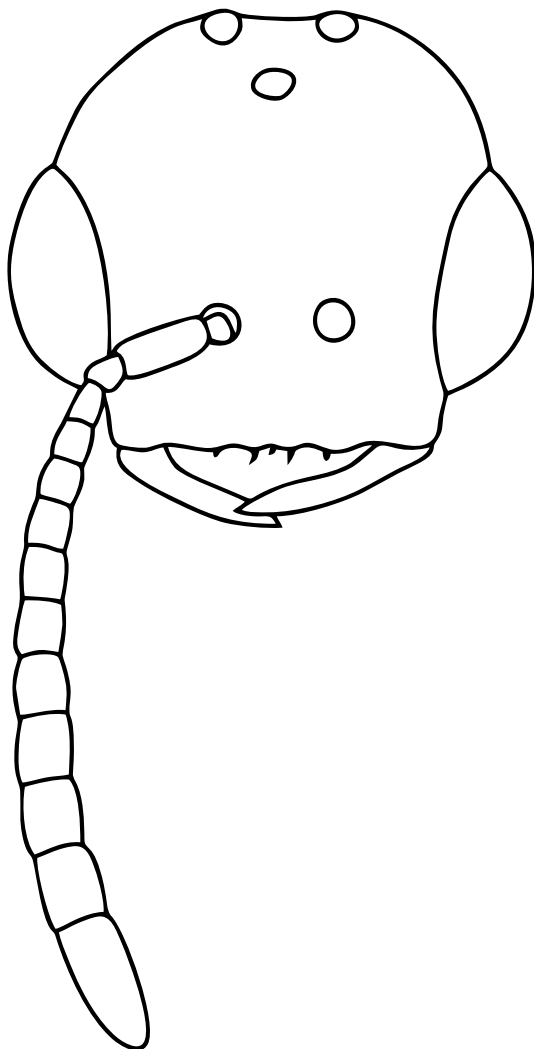
A maioria das rainhas imaturas possui asas. No entanto, existem registros para espécies de *Stigmatomma* do grupo *reclinatum* (região Indomalaia) de colônias sem rainhas distintas morfologicamente, onde a reprodução acontece através de gamergates (ITO, 1991, 1993b). Estas colônias poligínicas se organizam principalmente através de interações agressivas de dominância e interações químicas (ITO, 1993b). Além disso, intercastas intermediárias entre operárias e rainhas são encontradas em pelo menos uma espécie de *Stigmatomma* em Madagascar (observações pessoais).

Diagnose

Fêmeas (Figura 2-4): mandíbulas alongadas e lineares; ápice formado por um dente agudo; margens basal e mastigatória indistintas (aqui chamada de margem baso-mastigatória); margem baso-mastigatória com numerosos dentes, distribuídos em duas fileiras (Figura 2-4A). Porção mediana da margem anterior do clípeo geralmente convexa e projetada anteriormente; armada com setas dentiformes, associadas ou não basalmente a projeções cuticulares em forma de tubérculos (Figura 2-4A). Dente gular presente

FIGURA 2-4 – Holótipo de *Stigmatomma armigerum*. Operária (CASENT0915647): (A) vista dorsal da cabeça, (B) dorsal do corpo e (C) lateral do corpo. Imagens: Harald Bruckner; disponível em AntWeb.org.

ou ausente. Processo torular fundido com lóbulos frontais em diversos níveis. Olhos compostos, quando presentes nas operárias, localizados posteriormente à linha média da cabeça. Segmentos antenais variando de 6 a 12. Fórmula palpal varia de 5:3 (5 maxilares e 3 labiais) a 1:2 (BROWN, 1960). Hipopígio (sétimo esterno abdominal) armado apicalmente com setas espiniformes em algumas espécies (LACAU; DELABIE, 2002; YOSHIMURA; FISHER, 2014). Ferrão bem desenvolvido e totalmente funcional.

Machos (Figura 2-5): mandíbulas com 1 dente apical (KUSNEZOV, 1955; YOSHIMURA; FISHER, 2014; observação pessoal). Antenas com 13 segmentos (KUSNEZOV, 1955). Escapos antenais reduzidos. Notaulus geralmente bem desenvolvido. Pigóstilos presentes.

FIGURA 2-5 – Macho de *Stigmatomma egregium*: vista dorsal da cabeça. Ilustração adaptada a partir de Kusnezov (1955: 274; figura 6) por F.A. Esteves.

Identificação das espécies neotropicais

Todas as chaves de identificação para as espécies de *Stigmatomma* disponíveis até o momento (BROWN, 1960; LATTKE, 1991; LACAU; DELABIE, 2002; ARIAS-PENNA, 2008) ignoram o número correto de segmentos antenais de *S. bierigi* Santschi, que seria onze, ao invés de doze – informação não mencionada na descrição original da espécie. Estamos preparando uma chave atualizada para as espécies neotropicais de *Stigmatomma* que além de contornar este problema, é baseada em carácteres com maior valor diagnóstico (ESTEVES; FISHER, em preparação).

Perspectivas

A delimitação dos gêneros de Amblyoponinae ainda não é perfeita, e dados moleculares indicam que o gênero *Stigmatomma* é polifilético (FISHER, B.L., dados ainda não publicados). Ainda assim, as espécies neotropicais deste gênero aparentemente fazem parte de uma mesma linhagem evolutiva (FISHER, B.L., dados ainda não publicados); no entanto, *S. heraldoi* e os espécimes de espécies ainda não descritas e presentes em coleções entomológicas (observação pessoal) não foram considerados em tal estudo.

Quanto à taxonomia das espécies de Amblyoponinae, todos os três gêneros neotropicais precisam ser melhor estudados. *Paraprionopelta* é apenas conhecida por poucos indivíduos de uma mesma casta. Os limites de *Prionopelta amabilis*, *P. antillana* e *P. marthae* não são claros, e a última revisão do gênero foi realizada por Brown (1960), o que provavelmente indica que numerosos espécimes, e prováveis novas espécies, estejam engavetados em coleções entomológicas. Finalmente, algumas espécies de *Stigmatomma* precisam de descrições mais detalhadas para que caracteres variáveis, como tamanho, impressão de escultura e números de dentes mandibulares e setas clipeais, sejam substituídos por caracteres de maior valor diagnóstico (observações pessoais).

Claramente, um dos maiores empecilhos para o conhecimento da biologia e taxonomia de Amblyoponinae é o hábito hipogeico de seus membros. A grande maioria dos espécimes presentes em coleções entomológicas foram coletados através de técnicas quantitativas que não acessam apropriadamente o microhabitat onde essas formigas nidificam. Dessa forma, quando coletadas,

as espécies de Amblyoponinae são representadas por um ou poucos indivíduos, impedindo o avanço dos estudos sobre essa subfamília de formigas: a variação morfológica existente dentro das colônias e entre elas não pode ser avaliada adequadamente; machos raramente são associados com operárias de uma mesma colônia, o que dificulta a preparação de chaves de identificação para essa casta; e a biologia reprodutiva e alimentar são desconhecidas ou são generalizadas por poucas observações de pouquíssimas espécies. Assim, sugerimos que mirmecólogos dediquem mais tempo à coleta manual de formigas, principalmente no interior do solo e em troncos podres, e à história natural. Essa sugestão não se aplica apenas a Amblyoponinae, mas a qualquer outro taxon de formiga que possua hábitos hipogeicos.

Referências

ANTWEB. **AntWeb**. Disponível em <http://www.antweb.org> (acesso: 10.viii.2014a)

ANTWEB. **Antweb: *Paraprionopelta minima* / CASENT0628950**. Disponível em <http://www.antweb.org/specimenImages.do?name=CASENT0628950> (acesso: 10.viii.2014b)

ARIAS-PENNA, T. M. Subfamilia Amblyoponinae. In: Jiménez, E.; Fernández, F.; Arias, T.M.; Lozano-Zambrano, F.H. (eds.). **Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia**. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 2008. p. 41-51

BILLEN, J.; THYS, B.; ITO, F.; GOBIN, B. The pretarsal footprint gland of the ant *Amblyopone reclinata* (Hymenoptera, Formicidae) and its role in nestmate recruitment. **Arthropod Structure and Development**, v. 34, p. 111-116, 2005.

BOLTON, B. **An online catalog of the ants of the world**. Disponível em <http://antcat.org> (acesso: 10.viii.2014)

BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute**. 2003. Vol. 71. The American Entomological Institute, Gainesville, FL.

BORGMEIER, T. Myrmecologische Studien, I. **Anais da Academia Brasileira de Ciencias**, v. 29, p. 103-128, 1957.

BORGMEIER, T. Formigas novas ou pouco conhecidas de Costa Rica e da Argentina (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 9, p. 201-210, 1949.

BRADY, S. G.; FISHER, B. L.; SCHULTZ, T. R.; WARD, P. S. The rise of the army ants: Diversification of the specialized predatory doryline ants. **BMC Evolutionary Biology**, v.14, p. e93, 2014.

BRADY, S. G.; SCHULTZ, T. R.; FISHER, B. L.; WARD, P. S. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.103, p. 18172-18177, 2006.

BROWN, W.L., Jr. *Concoctio* genus nov. **Pilot Register of Zoology**, n. 29, p. 1, 1974.

BROWN, W. L., JR.; GOTWALD, W. H., JR.; LÉVIEUX, J. A new genus of ponerine ants from West Africa (Hymenoptera: Formicidae) with ecological notes. **Psyche**, v. 77, p. 259-275, 1971.

BROWN, W. L., Jr. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 122, p. 143-230, 1960.

EMERY, C. Descriptions de quelques fourmis nouvelles d'Australie. **Annales de la Société Entomologique de Belgique**, v. 39, p. 345-358, 1895.

ERICHSON, W. F. Beitrag zur Insecten-Fauna von Vandiemensland, mit besonderer Berücksichtigung der geographischen Verbreitung der Insecten. **Archiv für Naturgeschichte**, v. 8, n. 1, p. 83-287, 1842.

FOREL, A. Ameisen aus Guatemala usw., Paraguay und Argentinien (Hym.). **Deutsche Entomologische Zeitschrift**, v. 1909, p. 239-269, 1909.

FOREL, A. Ameisen aus Java. Gesammelt von Prof. Karl Kraepelin 1904. **Mitteilungen aus dem Naturhistorischen Museum in Hamburg**, v. 22, p. 1-26, 1905.

GOTWALD, W. H., JR.; LÉVIEUX, J. Taxonomy and biology of a new West African ant belonging to the genus *Amblyopone* (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 65, p. 383-396, 1972.

HOLLDOBLER, B.; OBERMAYER, M.; WILSON, E.O. Communication in the primitive cryptobiotic ant *Prionopelta amabilis* (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Comparative Physiology**, v. 170A, p. 9-16, 1992.

HOLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. Ecology and behavior of the primitive cryptobiotic ant *Prionopelta amabilis* (Hymenoptera: Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 33, p. 45-58, 1986.

ITO, F. Observation of group recruitment to prey in a primitive ponerine ant, *Amblyopone* sp. (*reclinata* group) (Hymenoptera: Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 40, p. 163-167, 1993a.

ITO, F. Social organization in a primitive ponerine ant: queenless reproduction, dominance hierarchy and functional polygyny in *Amblyopone* sp. (*reclinata* group) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Journal of Natural History**, v. 27, p. 1315-1324, 1993b.

ITO, F. Preliminary report on queenless reproduction in a primitive ponerine ant *Amblypone* sp. (*reclinata* group) in West Java, Indonesia. **Psyche**, v. 98, p. 319-322, 1991.

ITO, F.; BILLEN, J. Larval hemolymph feeding and oophagy: behavior of queen and workers in the primitive ponerine ant *Prionopelta kraepelini* (Hymenoptera, Formicidae). **Belgian Journal of Zoology**, v. 128, p. 201-209, 1998.

KÜCK, P.; HITA GARCIA, F.; MISOF. B. Improved phylogenetic analyses corroborate a plausible position of *Martialis heureka* in the ant tree of life. **PLoS One**, v. 6, p. e21031, 2011.

KUSNEZOV, N. Zwei neue Ameisengattungen aus Tucuman (Argentinien). **Zoologischer Anzeiger**, v. 154, p. 268-277, 1955.

LACAU, S.; DELABIE, J. H. C. Description de trois nouvelles espèces d'*Amblyopone* avec quelques notes biogéographiques sur le genre au Brésil (Formicidae, Ponerinae). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, v. 107, p. 33-41, 2002.

LATTKE, J. E. Studies of neotropical *Amblyopone* Erichson (Hymenoptera: Formicidae). **Contributions in Science**, v. 428, p. 1-7, 1991.

LUCKY, A.; TRAUTWEIN, M. D.; GUÉNARD, B. S.; WEISER, M. D.; DUNN, R. R. Tracing the rise of ants - Out of the ground. **PLoS One**, v. 8, p. e84012, 2013.

MASUKO, K. Predation of centipedes by the primitive ant *Amblyopone silvestrii*. **Bulletin of the Association of Natural Sciences of Senshu University**, v. 24, p. 35-43, 1993.

MAYR, G. Südamerikanische Formiciden. **Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien**, v. 37, p. 511-632, 1887.

MAYR, G. Myrmecologische Beiträge. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien. **Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe. Abteilung I**, v. 53, p. 484-517, 1866.

MOREAU, C. S. Inferring ant evolution in the age of molecular data (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, v. 12, p. 201-210, 2009.

MOREAU, C. S.; BELL, C. D. Testing the museum versus cradle tropical biological diversity hypothesis: phylogeny, diversification, and ancestral biogeographic range evolution of the ants. **Evolution**, v. 67, n. 8, p. 2240-2257, 2013.

MOREAU, C.; BELL, C. D.; VILA, R., ARCHIBALD, S. B.; PIERCE, N. E. Phylogeny of the ants: diversification in the age of Angiosperms. **Science**, v. 312, p. 101-104, 2006.

OUELLETTE, G. D.; FISHER, B. L.; Girman, D.J. Molecular systematics of basal subfamilies of ants using 28S rRNA (Hymenoptera: Formicidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 40, p. 359-369, 2006.

PAGLIANO, G.; SCARAMOZZINO, P. Elenco dei generi di Hymenoptera del mundo. **Memorie della Società Entomologica Italiana**, v. 68, p. 1-210, 1990.

RABELING, C.; BROWN, J. M.; VERHAAGH, M. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 105, p. 14913-14917, 2008.

ROGER, J. Einige neue exotische Ameisen-Gattungen und Arten. **Berliner Entomologische Zeitschrift**, v. 6, p. 233-254, 1862.

ROGER, J. Die Ponera-artigen Ameisen (Schluss). **Berliner Entomologische Zeitschrift**, v. 5, p. 1-54, 1861.

ROGER, J. Beiträge zur Kenntniss der Ameisenfauna der Mittelmeerländer. I. **Berliner Entomologische Zeitschrift**, v, 3, p. 225-259, 1859.

SANTSCHI, F. Quelques fourmis de Cuba et du Brésil. Bulletin. **Société Entomologique d'Egypte**, v. 14, p. 75-83, 1930.

SANTSCHI, F. Formicides de l'Afrique occidentale et australe du voyage de Mr. le Professeur F. Silvestri. **Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria della Reale Scuola Superiore d'Agricoltura. Portici**, v. 8, p. 309-385, 1914.

SANTSCHI, F. Quelques fourmis de l'Amérique australe. **Revue Suisse de Zoologie**, v. 20, p. 519-534, 1912.

SAUX, C.; FISHER, B. L.; SPICER, G. S. Dracula ant phylogeny as inferred by nuclear 28S rDNA sequences and implications for ant systematics (Hymenoptera: Formicidae: Amblyoponinae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 33, p. 457-468, 2004.

TRANIELLO, J. F. A. Caste in a primitive ant: absence of age polyethism in *Amblyopone*. **Science**, v. 202, p. 770-772, 1978.

WARD, P. S. *Adetomyrma*, an enigmatic new ant genus from Madagascar (Hymenoptera: Formicidae), and its implications for ant phylogeny. **Systematic Entomology**, v. 19, p. 159-175, 1994.

WARD, P. S.; BRADY, S. G.; FISHER, B. L.; SCHULTZ, T. R. The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). **Systematic Entomology**. 2014. online versão.

WILSON, E. O.; HÖLLDOBLER, B. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 102, p. 7411-7414, 2005.

XU, Z.H. Two new genera of ant subfamilies Dorylinae and Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae) from Yunnan, China. **Zoological Research**, v. 21, p. 297-302, 2000.

YAMANE, S.; BUI, T.V.; EGUCHI, K. *Opamyrma hungvuong*, a new genus and species of ant related to *Apomyrma* (Hymenoptera: Formicidae: Amblyoponinae). **Zootaxa**, v. 1767, p. 55-63, 2008.

YOSHIMURA, M.; FISHER, B.L. A revision of the ant genus *Mystrium* in the Malagasy region with description of six new species and remarks on *Amblyopone* and *Stigmatomma* (Hymenoptera, Formicidae, Amblyoponinae). **ZooKeys**, v. 394, p. 1-99, 2014.

YOSHIMURA, M.; FISHER, B.L. A revision of male ants of the Malagasy Amblyoponinae (Hymenoptera: Formicidae) with resurrections of the genera *Stigmatomma* and *Xymmer*. **PLoS One**, v. 7, n. 3, p. e33325, 2012.

3

Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia de Ectatomminae

Gabriela P. Camacho, Rodrigo M. Feitosa

Resumo

Ectatomminae é formada por quatro gêneros: *Ectatomma* Fr. Smith e *Typhlomyrmex* Mayr, exclusivos da região Neotropical; *Rhytidoponera* Mayr, que ocorre apenas na Região Australiana; e *Gnamptogenys* Roger, presente nas regiões Neotropical, Neártica, Indo-malaia e Australiana. Em termos de diversidade, a subfamília é composta por 266 espécies no mundo todo, com 112 ocorrendo na Região Neotropical, e 50 presentes no Brasil. Pouco se sabe sobre as relações filogenéticas internas em Ectatomminae, mas muitos estudos têm sido feitos na tentativa de se compreender a taxonomia e a biologia dos gêneros, especialmente daqueles que ocorrem no Brasil. Atualmente, a identificação das espécies de Ectatomminae é relativamente fácil, contando com chaves dicotômicas eficientes para os três gêneros. Quanto à sua biologia, a subfamília apresenta espécies nidificando no solo, na serapilheira, em troncos em decomposição ou mesmo no estrato arbóreo e arbustivo de florestas, incluindo o dossel. São na maioria predadoras generalistas, com algumas espécies que coletam *honeydew* de hemípteros e néctar-extrafloral de plantas. Há ainda o registro de pelo menos um caso de parasitismo social nesta subfamília.

CAMACHO, Gabriela P.; FEITOSA, Rodrigo M. Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia de Ectatomminae. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 23-32.

Abstract

State of the art of the taxonomy and phylogeny of the subfamily Ectatomminae - Ectatomminae consists of four genera: *Ectatomma* Fr. Smith and *Typhlomyrmex* Mayr, exclusive from the Neotropical region; *Rhytidoponera* Mayr, which occurs only in the Australian region; and *Gnamptogenys* Roger, present in Neotropical, Nearctic, Indo-Malayan and Australian regions. In terms of diversity, the subfamily is composed of 266 species worldwide, with 112 representatives occurring in the Neotropics, 50 of them in Brazil. Little is known about the phylogenetic relationships within the Ectatomminae, but many studies have been conducted in an attempt to understand the taxonomy and biology of the ectatommine genera, especially in Brazil. Currently, the identification of Ectatomminae species is a relatively easy task, with efficient dichotomous keys available for the three genera in Brazil. In regards to their biology, the subfamily has species nesting in soil, leaf litter, rotten logs and even in the tree and shrub layer of forests, including the canopy. The species are usually generalist predators, with some collecting honeydew from Hemiptera and extrafloral nectar from plants. In addition, there is at least one record of social parasitism in ectatommines.

Sistemática de Ectatomminae

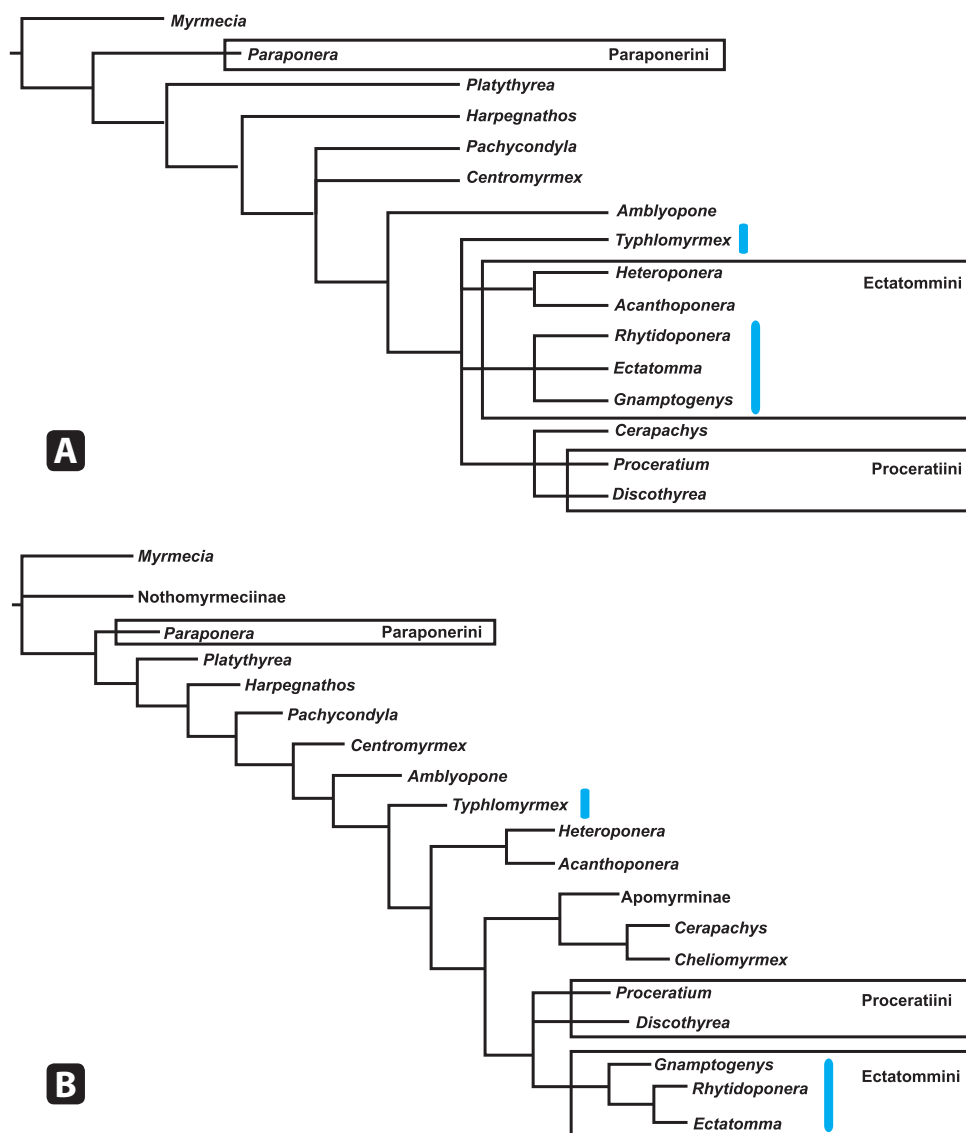
A subfamília Ectatomminae abriga formigas pequenas a médias, monomórficas e amplamente distribuídas, sendo formada por quatro gêneros: *Ectatomma* Fr. Smith e *Typhlomyrmex* Mayr, exclusivos da Região Neotropical; *Rhytidoponera* Mayr, que ocorre apenas na Região Australiana; e *Gnamptogenys* Roger, presente nas regiões Neotropical, Neártica, Indo-malaia e Australiana. Apesar de sua abundância, ainda há muito a se conhecer sobre as relações filogenéticas entre estes gêneros.

Os gêneros ectatommíneos foram primeiramente posicionados na subfamília Ponerinae, mais precisamente na tribo Ectatommini (com exceção de *Typhlomyrmex*), por Brown (1954) e por vários autores subsequentemente (BOLTON, 1994; 1995). A primeira revisão para a tribo classificou como pertencentes à Ectatommini *Acanthoponera*, *Aulacopone*, *Discothyrea*, *Ectatomma, Gnamptogenys*, *Heteroponera*, *Paraponera*, *Proceratium* e *Rhytidoponera* (BROWN, 1958). Neste trabalho, através de análises morfológicas, Brown estabelece uma maior relação entre *Gnamptogenys* e *Rhytidoponera* e os gêneros *Acanthoponera* e *Heteroponera*, e propõe *Ectatomma* como uma linhagem basal dentro da tribo, juntamente com *Paraponera.* O gênero *Typhlomyrmex,* até então, era considerado como pertencente à subtribo Typhlomyrmecini, posteriormente elevada à tribo (BROWN, 1965).

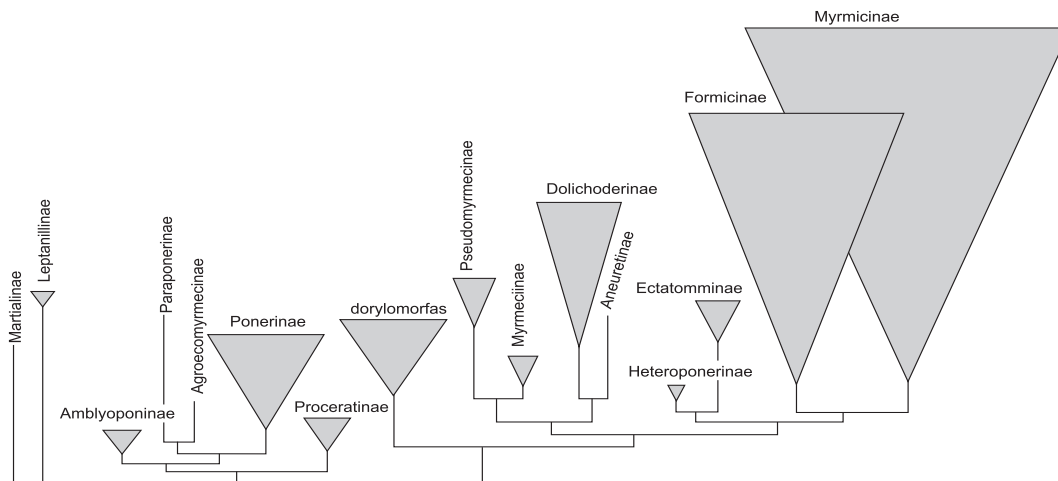
Utilizando-se de caracteres morfológicos, Lattke (1994) apresenta a primeira análise filogenética para a tribo, demonstrando a polifilia de Ectatommini. De acordo com a nova classificação, Ectatommini passou a ser formada por dois grupos: o clado *Heteroponera*, formado por *Acanthoponera* e *Heteroponera*, e o clado *Ectatomma,* com *Gnamptogenys, Ectatomma* e *Rhytidoponera* (Figura 3.1A). Mais tarde, através da ampliação da matriz de caracteres e da inclusão de novos táxons, Keller (2000) desenvolveu uma nova análise filogenética para o grupo (Figura 3.1B). Seus resultados confirmaram a polifilia da tribo, apontando a monofilia dos grupos *Heteroponera* e *Ectatomma*, com *Typhlomyrmex* apresentando uma grande distância filogenética destes grupos.

Dadas tais instabilidades nas classificações de Ectatommini e demais tribos de Ponerinae, Bolton (2003) desenvolveu um estudo morfológico abrangente e a dividiu em seis subfamílias, sendo uma delas a nova subfamília Ectatomminae, composta pelos gêneros *Ectatomma, Gnamptogenys*, *Rhytidoponera* e *Typhlomyrmex*. Os demais gêneros que compunham a tribo Ectatommini foram classificados nas subfamílias Heteroponerinae (*Acanthoponera*, *Aulacopone* e *Heteroponera*) e Proceratiinae (*Discothyrea, Probolomyrmex* e *Proceratium*). As subfamílias originadas do trabalho de Bolton (2003) foram por muito tempo chamadas de poneromorfas, devido a inferências sobre as relações entre elas com base na morfologia externa.

Apenas recentemente, com a ampliação das filogenias utilizando dados moleculares, as relações entre as subfamílias até então consideradas

Figura 3.1 – Relações entre os gêneros de Ectatommini com as propostas para a reclassificação da tribo segundo (A) Lattke (1994) e (B) Keller (2000). As barras azuis mostram a posição dos gêneros ectatommíneos incluídos nas análises (Modificado de FEITOSA, 2011).

poneromorfas foram devidamente estudadas. Diversos trabalhos demonstraram que, na verdade, as subfamílias Ectatomminae e Heteroponerinae formam juntas o complexo ectaheteromorfo e, ao lado de Formicinae e Myrmicinae, compõem o atual clado formicoide (Brady et al., 2006; Moreau et al., 2006; Ouellette et al., 2006; Rabeling et al., 2008) (Figura 3.2). Em adição Keller (2011), utilizando exclusivamente caracteres morfológicos, comprova a parafilia do complexo poneromorfo e a relação de grupo-irmão entre Ectatomminae e Heteroponerinae (grupo ectaheteromorfo).

A taxonomia global e as relações filogenéticas internas em Ectatomminae ainda não foram estudadas profundamente, embora revisões taxonômicas dos gêneros que a compõem estejam sendo conduzidas. O gênero *Gnamptogenys* é, certamente, o mais estudado de Ectatomminae. A primeira revisão do gênero foi feita por Brown (1958), com estudos posteriores conduzidos por Brandão e Lattke (1990) e Lattke (1992), com ênfase no grupo *minuta*. Além disso, Lattke (1995) apresenta uma revisão para as espécies neotropicais e Lattke (2004), para as espécies do Velho Mundo. Além destes trabalhos, Lattke (1990), Fernández (1991), Fernández et al., (1996) e Lattke et al. (2008) estudaram as espécies que ocorrem na Venezuela e na Colômbia, Wu; Wang (1995), Xu; Zhang (1996), Zhou (2001) forneceram chaves para as espécies da China e Shattuck (2000) fez a sinopse das espécies australianas. Desde então, espécies novas encontradas para o grupo têm sido descritas (LATTKE, 2002; LATTKE et al.,

Figura 3.2 – Sumário das relações filogenéticas entre subfamílias de formigas reconstruídas com base em dados moleculares. Os triângulos representam a diversidade de cada subfamília (Modificado de Keller, 2011).

2004; LATTKE et al., 2007; PACHECO et al., 2004), mas sabe-se que muitas ainda estão por descrever. Mais recentemente, Camacho (2013) apresentou uma revisão taxonômica para as espécies do grupo *striatula* que ocorrem no Brasil, redescrevendo seis espécies e descrevendo quatro espécies novas.

Quanto aos demais gêneros, poucos estudos foram conduzidos nos últimos anos. Desde a revisão de *Ectatomma* por Brown (1958), chaves de identificação para a maior parte das espécies foram oferecidas por Kugler; Brown (1982), Fernández (1992) (para as espécies da Colômbia) e Arias-Penna (2008). O gênero *Rhytidoponera* foi revisado por Brown (1958). Desde então, foram produzidas chaves de identificação para as espécies do grupo *impressa* na Austrália e Nova Guiné e para as espécies da Nova Caledônia, Austrália e Nova Zelândia (HETERICK, 2009; TAYLOR, 1987; WARD, 1980; 1984), além da sinopse taxonômica para as espécies australianas (SHATTUCK, 2000). Por fim, o gênero *Typhlomyrmex* foi revisado por Brown (1965), que fornece ainda uma chave de identificação para as espécies conhecidas até então. Mais recentemente, uma nova espécie foi descrita (Lacau et al., 2004) e uma chave para as espécies de *Typhlomyrmex* da Colômbia foi produzida (Lacau et al., 2008).

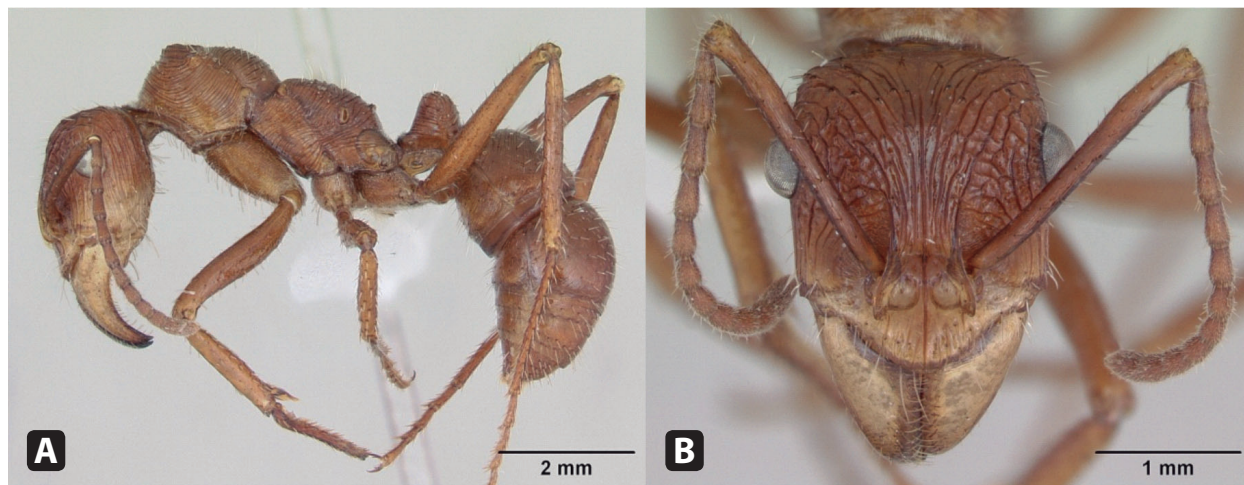
Representantes de Ectatomminae no Brasil

Ectatomma Smith, 1858

Ectatomma pode ser considerado o gênero mais comumente coletado da subfamília na Região Neotropical, sendo endêmico desta região (Kugler; Brown, 1982), com 15 espécies conhecidas até o momento. No Brasil, são conhecidas 11 espécies, caracterizadas por serem formigas grandes, abundantes e conspícuas e com uma clara preferência por hábitats quentes.

As espécies do gênero são caracterizadas pela presença de tubérculos no dorso do pronoto, pelo mesonoto e propódeo formando duas convexidades distintas em vista lateral e pelo espiráculo propodeal alongado, elíptico ou em forma de fenda, porém nunca arredondado (ARIAS-PENNA, 2008) (Figura 3.3). A identificação das espécies de *Ectatomma* é relativamente simples, baseada principalmente no número, forma e posição dos tubérculos pronotais e esculturação do corpo e conta com uma chave amigável (ARIAS-PENNA, 2008).

Ectatomma tem hábitos generalistas e oportunistas (BROWN, 1958). São predadoras generalistas de diversos artrópodes e anelídeos, além de coletarem secreções açucaradas de hemípteros e néctar extrafloral de algumas plantas (ARIAS-PENNA, 2008). Algumas espécies de *Ectatomma* também tem sido consideradas importantes predadoras de insetos pragas em diversos agroecossistemas (PÉREZ-LACHAUD et al., 2006). O forrageio é solitário em sua maioria, mas pode também se dar em pares ou em grupo. Também é conhecido o comportamento de cleptobiose intraespecífica para o gênero, em que operárias especializadas adentram colônias vizinhas e roubam alimentos coletados por elas, como resposta à limitação de recursos (GUENARD; MCGLYNN, 2013). Também como resposta à escassez de alimentos, pode haver predação de outras espécies de formigas (LIMA; ANTONIALLI-JÚNIOR, 2013).

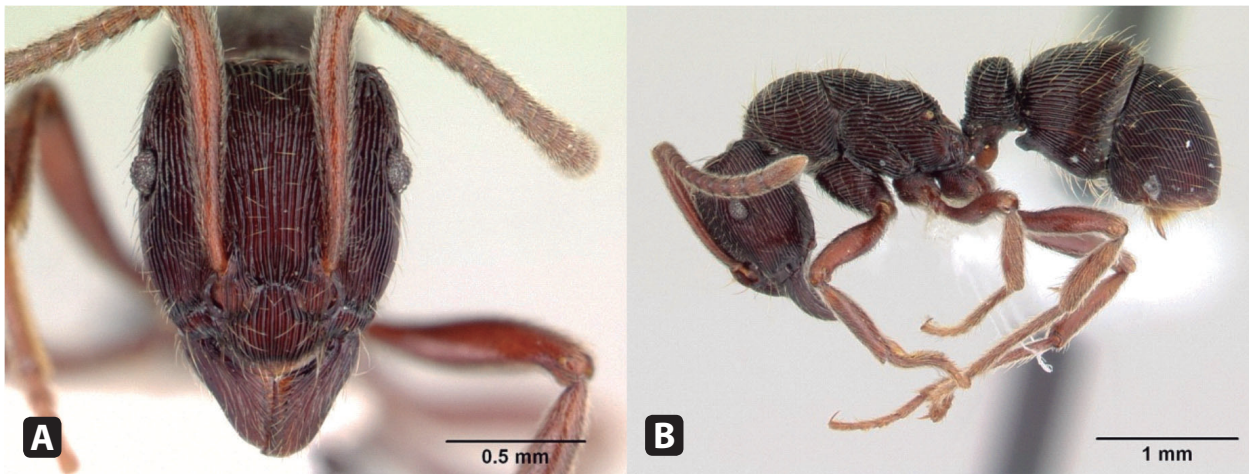
Figura 3.3 – *Ectatomma tuberculatum*, operária em (a) vista frontal e (b) vista lateral. Foto: April Nobile (Antweb, CASENT0173380).

Os ninhos, em geral, são simples, construídos sob o solo e em alguns casos em plantas, inclusive em ambientes urbanos. Em algumas espécies, os ninhos podem alcançar até 3,6 m de profundidade e apresentar de três a dez câmaras (Vieira et al., 2007). As operárias podem apresentar divisão de tarefas ao longo da vida, com operárias jovens realizando tarefas internas à colônia e as mais velhas desempenhando papéis externos (Vieira et al., 2010). As colônias podem ser mono ou poligínicas, apresentando também poliginia facultativa, microginia e parasitismo social (FEITOSA et al., 2008; HORA et al. 2005; LENOIR et al., 2011).

Gnamptogenys Roger, 1863

Gnamptogenys é o único gênero de Ectatomminae que não está restrito a uma única região biogeográfica, ocorrendo na Região Neotropical e Neártica, do sul dos Estados Unidos ao centro da Argentina, além das regiões Indo-malaia e Australiana, do sul e sudeste da Ásia à Oceania. A maior diversidade do gênero, no entanto, encontra-se nos Neotrópicos, onde 90 espécies são reconhecidas até o momento, mais da metade do total. O gênero *Gnamptogenys* compreende 140 espécies descritas para o mundo todo e, no Brasil, 33 espécies são conhecidas até o momento.

Segundo Lattke (1995), as características que podem ser consideradas sinapomórficas para o gênero são a presença de uma seta única, ereta e móvel no ápice da protíbia e um espinho ou tubérculo no dorso da metacoxa (Figura 3.4), além da maioria das espécies apresentar o corpo coberto por cóstulas regulares e paralelas. No entanto, as duas últimas características estão ausentes em algumas espécies. Os caracteres geralmente usados para diagnosticar o gênero são relativamente complexos dadas as convergências e perdas secundárias recorrentes no grupo (LATTKE, 1995). Além dos caracteres acima mencionados, é possível identificar o gênero pelas antenas com funículos filiformes, nunca formando uma clava antenal; borda anterior do clípeo com uma lamela estreita de tamanho variável; borda anterior do mesepisterno formando uma lamela estreita; pronoto sempre desarmado, sem espinhos ou tubérculos; espiráculo propodeal arredondado, nunca em forma de fenda; mesonoto nunca convexo e proeminente. As espécies que compõem *Gnamptogenys* podem ser facilmente diferenciadas das espécies do gênero próximo *Ectatomma*, por apresentarem o pronoto e mesonoto sem espinhos ou tubérculos (armados em *Ectatomma*) e pelo mesonoto não proeminente em perfil formando, juntamente com o propódeo, uma superfície contínua ou semicontínua.

Pouco se sabe sobre a biologia das espécies que compõem o gênero, mas a maioria é habitante de florestas úmidas, onde nificam em madeira decomposta, na serapilheira e, por vezes, embaixo de pedras, no solo e, raramente, na vegetação. A maioria das espécies é predadora generalista, porém há espécies especializadas em certos diplópodos (grupo *rastrata*), coleópteros e outras formigas (*G. hartmanni* e *G. horni*) (LATTKE, 1995). O forrageamento é feito ao nível do solo, embaixo da serapilheira, abaixo do solo e na vegetação herbácea. Operárias forrageiam solitariamente, porém pode haver recrutamento no caso de presas grandes. Os ninhos maduros são pequenos, raramente excedendo 500 adultos (LATTKE, 1995).

Figura 3.4 – *Gnamptogenys striatula,* operária em (a) vista frontal e (b) vista lateral. Foto: April Nobile (Antweb, JTLC000010271).

A reprodução ocorre no princípio da estação das chuvas, como na maioria das espécies de formigas neotropicais. Algumas espécies são monogínicas, podendo haver poliginia e até reprodução por gamergates em alguns casos. A reprodução pode ocorrer pela produção de gines ou pela fissão de ninhos maduros, de acordo com a espécie (LATTKE, 1990). O gênero é amplamente coletado dado à sua abundância e diversidade, sendo apontado como um importante indicador de qualidade do hábitat (Pacheco et al., 2013). Sua aparentemente longa história evolutiva, sua diversidade de sistemas de reprodução e sua ampla dieta torna o gênero alvo de vários estudos (BLATRIX; JAISSON, 2000; COGNI; OLIVEIRA, 2004; FOWLER, 1993).

A identificação das espécies do gênero *Gnamptogenys* no Brasil tem como principal referência o trabalho de Lattke et al. (2007), que apresenta uma chave para as espécies neotropicais. A identificação é baseada principalmente no padrão de esculturação e formato da cabeça, mesossoma e pecíolo. Recentemente, os grupos *striatula* e *rastrata* foram revisados para o Brasil. Nestes trabalhos, as espécies conhecidas foram redescritas e seis novas espécies foram descritas (CAMACHO, 2013; GUALBERTO, 2013).

Typhlomyrmex Mayr, 1862

Typhlomyrmex são formigas endêmicas da Região Neotropical, sendo encontradas do México ao noroeste da Argentina. Das sete espécies conhecidas, seis ocorrem no Brasil: *T. clavicornis* Emery; *T. foreli* Santschi; *T. major* Santschi; *T. meire* Lacau, Villemant e Delabie; *T. pusillus* Emery e *T. rogenhoferi* Mayr. As características diagnósticas para o gênero são os olhos compostos atrofiados e o pecíolo pedunculado e amplamente inserido na face anterior do gáster (LATTKE, 2003) (Figura 3.5).

A identificação das espécies deste gênero pode ser feita através do trabalho de Lacau et al., (2008), que apresenta uma chave para as espécies que ocorrem na Colômbia. A chave compreende cinco espécies, das quais três já são conhecidas (*T. major, T. pusillus* e *T. rogenhoferi*) e duas são morfotipos que potencialmente representam espécies novas para a ciência, ainda não formalmente descritas.

O gênero *Typhlomyrmex* é composto por espécies de tamanho pequeno, crípticas e predadoras, que nidificam em troncos em decomposição ou no solo de florestas úmidas (LATTKE, 2003). Nada ainda se conhece sobre seus hábitos de forrageamento e dieta.

Perspectivas

Apesar de relativamente comuns e conspícuos, os gêneros que compõem a subfamília Ectatomminae ainda carecem de estudos. Apesar de *Ectatomma* ser um gênero de taxonomia amigável, pouco se sabe sobre as relações evolutivas entre as espécies que o compõem. No momento, pesquisadores colombianos e franceses estão trabalhando em colaboração para elucidar tais relações e rever os limites entre as espécies conhecidas (POTEAUX et al., dados não publicados; POTEAUX et al., este volume).

Mesmo sendo um gênero composto por apenas sete espécies, o gênero *Typhlomyrmex* é o

Figura 3.5 – *Typhlomyrmex rogenhoferi,* operária em (a) vista frontal e (b) vista lateral. Foto: Fotógrafo desconhecido (Antweb, CASENT0004700).

que mais carece de estudos, tanto a respeito de sua taxonomia, quanto da sua biologia e evolução. Nos últimos anos, uma nova espécie foi descrita (LACAU et al., 2004), contribuindo para a taxonomia do grupo, mas trabalhos mais amplos, de revisão e filogenia, devem ser considerados.

O gênero *Gnamptogenys*, por sua vez, também não conta com nenhum estudo que abranja as relações entre as espécies e a irradiação que ocorreu no grupo. No entanto, esforços consideráveis têm sido feitos nos últimos anos no estudo do gênero. Duas dissertações de mestrado (CAMACHO, 2013; GUALBERTO, 2013) revisaram taxonomicamente os grupos *striatula* e *rastrata*, respectivamente, oferecendo redescrições para onze espécies e descrevendo seis novas espécies para o Brasil. Além disso, está em desenvolvimento um trabalho dos autores deste capítulo que visa entender as relações evolutivas do grupo *striatula* de *Gnamptogenys* em toda a Região Neotropical, através do uso de ferramentas morfológicas e, pela primeira vez, moleculares. No entanto, devido ao grande número de espécies e à sua distribuição disjunta, muito ainda resta ser estudado em relação ao gênero.

Recentemente, Feitosa (2011) apresenta um estudo extremamente amplo sobre Heteroponerinae, abrangendo análises filogenéticas morfológicas. O autor evidencia os limites morfológicos frágeis que separam Ectatomminae e Heteroponerinae e sugere a sinonímia de Heteroponerinae, o que agregaria mais três gêneros à Ectatomminae. A publicação deste estudo em breve terá forte impacto sobre a taxonomia de Ectatomminae.

Referências

ARIAS-PENNA, T. M. Subfamilia Ectatomminae. In: JIMÉNEZ, E; FERNÁNDEZ, F; ARIAS, T.M; LOZANO-ZAMBRANO, F.H. (org). **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia**. Bogotá D.C., Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, p 53-107, 2008.

BLATRIX, R.; JAISSON, P. Optional gamergates in the queenright ponerine ant *Gnamptogenys striatula* Mayr. **Insectes Sociaux**, v. 47, p. 193-197, 2000.

BOLTON, B. **Identification Guide to the Ant Genera of the World**. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 1994.

BOLTON, B. **A New General Catalogue of the Ants of the World**. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 1995.

BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v. 71, p. 1-370, 2003.

BRADY, S. G.; SCHULTZ, T. R.; FISHER, B. L; WARD, P. S. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, p. 18172-7, 2006.

BRANDÃO, C. R. F.; LATTKE, J. E. Description of a new Ecuadorean *Gnamptogenys* species (Hymenoptera: Formicidae), with a discussion on the status of the *Alfaria* group. **Journal of the New York Entomological Society**, v. 98, p. 489-494, 1990.

BROWN, W. L., JR. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. **Insectes Sociaux**, v. 1, p. 21-31, 1954.

BROWN, W. L., JR. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 118, p. 173-362, 1958.

BROWN, W. L., JR. Contributions to a reclassification of the Formicidae. IV. Tribe Typhlomyrmecini (Hymenoptera). **Psyche.** Cambridge, v. 72, p. 65-78, 1965.

CAMACHO, G. P. **Estudo taxonômico do grupo *striatula* de *Gnamptogenys* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae) para o Brasil**. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2013.

COGNI, R.; OLIVEIRA, P. S. Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux**, v. 51, p. 123-30, 2004.

FEITOSA, R. M.; HORA, R. R.; DELABIE, J. H. C.; VALENZUELA, J.; FRESNEAU, D. A new social parasite in the ant genus *Ectatomma* F. Smith (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae). **Zootaxa**, v. 1713, p. 47-52, 2008.

FEITOSA, R.S.M. **Revisão Taxonômica e Análise Filogenética de Heteroponerinae (Hymenoptera, Formicidae)**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2011.

FERNÁNDEZ, C. F. **Hormigas Cazadoras (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) de Colombia**. Trabajo de grado de Biología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogota, Colombia, 1990. p. 355.

FERNÁNDEZ, F. Las hormigas cazadoras del género *Ectatomma* (Formicidae: Ponerinae) en Colombia. **Caldasia**, v. 16, p. 551-64.

FERNÁNDEZ, F.; PALACIO, E. E.; MACKAY, W. P.; MACKAY, E. S. Introduccion al estudio de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de Colombia. In: ANDRADE, M.; GARCIA, G.; FERNÁNDEZ, F.(org). **Insectos de Colombia, Estudios Escogidos**. Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales; Universidad Javeriana, Santafé de Bogotá, 1996. p. 349-412.

FOWLER, H. G. Use of fallen cocoa pods by ants (Hymenoptera: Formicidae) in southeastern Brazil. **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 66, p. 444-6, 1993.

GUALBERTO, M.P. **Estudo Taxonômico do Complexo Rastrata, Gênero *Gnamptogenys* Roger, 1863 (Hymenoptera: Formicidae: Ectatomminae) no Brasil**. Dissertação de mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 2013.

GUENARD, B; MCGLYNN, T.P. Intraspecific Thievery in the Ant *Ectatomma ruidum* is Mediated by Food Availability. **Biotropica**, v. 45, n. 4, p. 497–502, 2013.

HETERICK, B. E. A guide to the ants of south-western Australia. **Records of the Western Australian Museum**, v. 76, p. 1-206, 2009.

HORA, R. R.; DOUMS, C.; POTEAUX, C.; FÉNÉRON, R.; VALENZUELA, J.; HEINZE, J.; FRESNEAU, D. Small queens in the ant *Ectatomma tuberculatum*: a new case of social parasitism. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 59, p. 285-92, 2005.

KELLER, R. A. Cladistics of the tribe Ectatommini (Hymenoptera: Formicidae): A reappraisal. **Insect Systematics; Evolution**, v. 31, p. 59-69, 2000.

KELLER, R. A. A phylogenetic analysis of ant morphology (Hymenoptera: Formicidae) with special reference to the poneromorph subfamilies. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 355, p. 1-90, 2011.

KUGLER, C.; BROWN, W. L., JR. Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the description of two new species. **Search Agriculture**. Ithaca, N. Y., v. 24, p. 1-8, 1982.

LACAU, S.; VILLEMANT, C.; DELABIE, J. H. C. *Typhlomyrmex meire*, a remarkable new species endemic to Southern Bahia, Brazil (Formicidae: Ectatomminae). **Zootaxa**, v. 678, p. 1-23, 2004.

LACAU, S.; VILLEMANT, C.; JAHYNY, B.; DELABIE, J. H. C. *Typhlomyrmex* Mayr, 1862: un genre meconnu de petites fourmis cryptiques et predatrices (Ectatomminae: Typhlomyrmecini). In: JIMÉNEZ, E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T.M.; LOZANO-ZAMBRANO, F.H. (org). **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas cazadoras de**. **Colombia**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá D.C., Colombia, 2008, p. 239-83.

LATTKE, J.; FERNANDEZ, F.; ARIAS, T.; PALACIO; MACKAY, W. P.; MACKAY, E. Género *Gnamptogenys*. In: JIMÉNEZ, E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T.M.; LOZANO-ZAMBRANO, F.H. (org). **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá D.C., Colombia, 2008, p. 66-100.

LATTKE, J. E. Revisión del género *Gnamptogenys* Roger en Venezuela (Hymenoptera: Formicidae). **Acta Terramaris**, v. 2, p. 1-47, 1990.

LATTKE, J. E. Revision of the *minuta*-group of the genus *Gnamptogenys* (Hymenoptera, Formicidae). **Deutsche Entomologische Zeitschrift**, v. 39, p. 123-9, 1992.

LATTKE, J. E. Phylogenetic relationships and classification of ectatommine ants (Hymenoptera: Formicidae). **Entomologica Scandinavica**, v. 25, p. 105-19, 1994.

LATTKE, J. E. Revision of the ant genus *Gnamptogenys* in the New World (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 4, p. 137-93, 1995.

LATTKE, J. E. Nuevas especies de *Gnamptogenys* Roger, 1863 de América (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Entomotropica**, v. 17, p. 135-44, 2002.

LATTKE, J. E. Subfamilia Ponerinae. In: FERNÁNDEZ, F. **Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical**. Instituto Humboldt, Bogotá. 2003, p. 261-76.

LATTKE, J. E. A taxonomic revision and phylogenetic analysis of the ant genus *Gnamptogenys* Roger in Southeast Asia and Australasia (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **University of California Publications in Entomology**, v. 122, p. 1-266, 2004.

LATTKE, J. E.; FERNANDÉZ, C. F.; PALACIO, E. E. Una nueva especie de *Gnamptogenys* (Hymenoptera: Formicidae) y comentarios sobre las especies del génereo en Colombia y Ecuador. **Iheringia, Série Zoologia**, v. 94, n. 4, p. 341-9, 2004.

LATTKE, J. E.; FERNÁNDEZ, F.; PALACIO, G. E. E. Identification of the species of *Gnamptogenys* Roger in the Americas. In: SNELLING, R.R.; FISHER, B.L.; WARD, P.S. (org). **Advances in Ant Systematics (Hymenoptera: Formicidae): Homage to E. O. Wilson - 50 Years of Contributions**. Memoirs of the American Entomological Institute, Gainesville, FL. 2007, p. 254-70.

LENOIR, J. C.; LACHAUD, J. P.; NETTEL, A.; FRESNEAU, D.; POTEAUX, C. The role of microgynes in the reproductive strategy of the neotropical ant *Ectatomma ruidum*. **Naturwissenschaften**, v. 98, p. 347-56, 2011.

LIMA, L.D; ANTONIALLI-JÚNIOR, W.F. Foraging strategies of the ant *Ectatomma vizottoi* (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia.** Curitiba, v. 57, n. 4, p. 392–396, 2013.

MOREAU, C. S.; BELL, C. D.; VILA, R.; ARCHIBALD, S. B.; PIERCE, N. E. Phylogeny of the Ants: Diversification in the Age of Angiosperms. **Science**. Washington, D.C, v. 312, p. 101-4, 2006.

OUELLETTE, G. D.; FISHER, B. L.; GIRMAN, D. J. Molecular systematics of basal subfamilies of ants using 28S rRNA (Hymenoptera: Formicidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 40, p. 359-69, 2006.

PACHECO, J.; MACKAY, W.; MORGAN, C. A new species of *Gnamptogenys* Roger of the *sulcata* group (Hymenoptera: Formicidae) from Bolivia. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v. 106, p. 434-7, 2004.

PACHECO, R.; VASCONCELOS, H. L.; GROC, S.; CAMACHO, G. P.; FRIZZO, T. L. M. The importance of remnants of natural vegetation for maintaining ant diversity in Brazilian agricultural landscapes. **Biodiversity and Conservation**, v. 22, p. 983-997, 2013.

PÉREZ-LACHAUD, G.; HERATY, J. M.; CARMICHAEL, A.; LACHAUD, J. P. Biology and behavior of *Kapala* (Hymenoptera: Eucharitidae) attacking *Ectatomma*, *Gnamptogenys*, and *Pachycondyla* (Formicidae: Ectatomminae and Ponerinae) in Chiapas, Mexico. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 99, p. 567-76, 2006.

RABELING, C.; BROWN, J. M.; VERHAAGH, M. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 105, p. 14913-7, 2008.

SHATTUCK, S. O. **Australian Ants: Their Biology and Identification**. CSIRO, Collingwood, Victoria, 2000.

TAYLOR, R. W. A checklist of the ants of Australia, New Caledonia and New Zealand (Hymenoptera: Formicidae). In: **CSIRO Div. Entomol. Rep**. CSIRO Division of Entomology Report, v. 41, p. 1-92, 1987.

VIEIRA, A. S.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; FERNANDES W. D. Modelo arquitetônico de ninhos da formiga *Ectatomma vizottoi* Almeida (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 51, n. 4, p. 489-93, 2007.

VIEIRA, A. S.; FERNANDES, W. D.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Temporal polyethism, life expectancy, and entropy of workers of the ant *Ectatomma vizottoi* Almeida, 1987 (Formicidae: Ectatomminae). **Acta Ethologica**, v. 13, p. 23-31, 2010.

WARD, P. S. A systematic revision of the *Rhytidoponera impressa* group (Hymenoptera: Formicidae) in Australia and New Guinea. **Australian Journal of Zoology**, v. 28, p. 475-98, 1980.

WARD, P. S. A revision of the ant genus *Rhytidoponera* (Hymenoptera: Formicidae) in New Caledonia. **Australian Journal of Zoology**, v. 32, p. 131-75, 1984.

WU, J.; WANG, C. **The ants of China**. *[in Chinese]*. China Forestry Publishing House, Beijing. 1995.

XU, Z.; ZHANG, W. A new species of the genus Gnamptogenys (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) from southwestern China. [in English, Chinese abstract]. **Entomotaxonomia**, v. 18, p. 55-8, 1996.

ZHOU, S. **Ants of Guangxi**. *[In Chinese, English abstract and species descriptions]*. Guangxi Normal University Press, Guilin. 2001.

4

Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia de Heteroponerinae

Rodrigo M. Feitosa

Resumo

Heteroponerinae compreende três gêneros de formigas: *Acanthoponera* Mayr, *Aulacopone* Arnol'di e *Heteroponera* Mayr. *Acanthoponera* é exclusivamente Neotropical, enquanto *Heteroponera* mostra uma distribuição disjunta nas Américas e Oceania. O gênero *Aulacopone* ocorre apenas na Região Paleártica. A principal característica morfológica exclusiva da subfamília é a presença de uma carena longitudinal mediana, que se estende da margem anterior do clípeo à margem posterior da cabeça.

Acanthoponera é representado por quatro espécies neotropicais. *Heteroponera* apresenta 19 espécies, seis das quais restritas à Região Australiana e 13 exclusivamente neotropicais. *Aulacopone* é conhecido por uma única espécie, *A. relicta*, representada por um par de rainhas coletadas por volta da década de 1930 em duas localidades no sudoeste da Ásia (Azerbaijão).

No que se refere às relações filogenéticas internas em Heteroponerinae, tanto a subfamília quanto os gêneros são monofiléticos. *Aulacopone* aparece em uma posição basal e representa o grupo-irmão do clado formado por *Acanthoponera* + *Heteroponera*. No caso do gênero mais especioso e também o único desta subfamília presente em mais de uma região biogeográfica, *Heteroponera*, as relações internas indicam que as espécies australianas ocupam uma posição basal em comparação às neotropicais. Ainda, as espécies encontradas em regiões andinas da América do Sul parecem estar mais proximamente relacionadas às espécies australianas do que às demais espécies neotropicais.

Observações de campo aliadas a dados de rótulo de espécimes de museus fornecem importantes informações acerca da história natural do grupo. Larvas de Heteroponerinae são predominantemente predadoras, alimentando-se de pequenos artrópodes coletados pelas operárias. Ocasionalmente, adultos podem se alimentar dos líquidos (hemolinfa) resultantes das feridas provocadas no tegumento das presas caçadas por operárias e de exsudatos vegetais no caso de espécies arborícolas. Os membros de *Heteroponera* têm hábitos predominantemente diurnos e seus ninhos são encontrados no solo, serapilheira e troncos em decomposição, e podem abrigar colônias com algumas dezenas a poucas centenas de indivíduos, sendo que as operárias forrageiam preferencialmente no solo. Espécies de *Acanthoponera* são noturnas, nidificando e forrageando exclusivamente em árvores.

Com relação à estratégia reprodutiva, algumas espécies de *Heteroponera* podem apresentar rainhas ergatoides dividindo a função reprodutiva com as rainhas aladas na mesma colônia, enquanto em outras espécies as rainhas aladas foram completamente substituídas por ergatoides. Até onde se sabe, todas as espécies de *Acanthoponera* possuem rainhas aladas.

FEITOSA, Rodrigo M. Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia de Heteroponerinae. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 33-41.

Abstract

State of the art of the taxonomy and phylogeny of the subfamily Heteroponerinae - Heteroponerinae comprises three ant genera: *Acanthoponera* Mayr, *Aulacopone* Arnol'di and *Heteroponera* Mayr. *Acanthoponera* is exclusively Neotropical, while *Heteroponera* shows a disjoint distribution in the Americas and Australia. *Aulacopone* is known only from the Paleartic Region.

Acanthoponera is represented by four Neotropical species. *Heteroponera* possess 19 species, six of which are restricted to the Australian Region and 13 are exclusively Neotropical. *Aulacopone* is known from a single species, *A. relicta*, represented by two queens collected around the 1930s in two localities in Southeast Asia (Azerbaijan).

The phylogeny of the group demonstrates the monophyly of Heteroponerinae and its genera. The internal relationships indicate a basal position of the paleartic genus *Aulacopone*, which appears as sister group to the clade *Acanthoponera* + *Heteroponera*. Regarding *Heteroponera*, the most diverse heteroponerine genus, the presence of these lineages in at least two biogeographic regions and the phylogenetic proximity found between Andean and Australian groups reveal an interesting biogeographic scenario.

Field observations allied to label data from museum specimens provide important information about the natural history of the group. Larvae of Heteroponerinae are predominantly predators, and workers are occasionally observed feeding on insect and plant exudates. Nests can support colonies with dozens to a few hundred of individuals. *Heteroponera* are diurnal and can nest in soil and vegetation, but preferentially forage in the soil, while *Acanthoponera* is nocturnal and exclusively arboreal.

With respect to the reproductive strategy, some species of *Heteroponera* may possess ergatoid queens, which can share the reproductive function with dealate queens, while in other species the winged queens are completely replaced by ergatoids. As far as we know, all species of *Acanthoponera* have winged queens.

Sistemática de Heteroponerinae

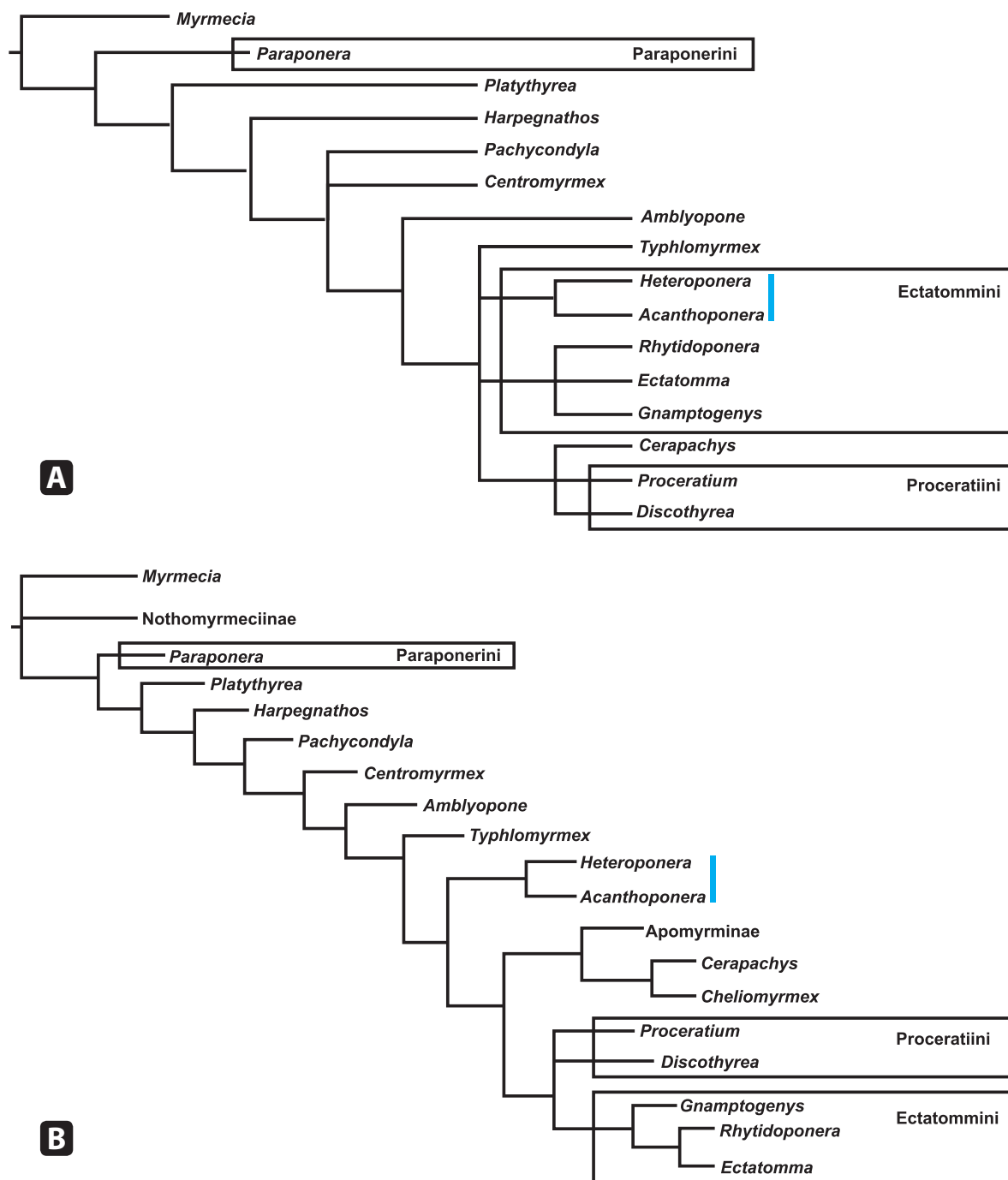
Por mais que os progressos recentes tenham trazido luz ao conhecimento sobre taxonomia e as relações filogenéticas entre as principais linhagens de formigas em um nível abrangente (ver Capítulo 7 deste livro por Fernández; Lattke), muito ainda está por ser compreendido acerca da filogenia interna de boa parte das subfamílias, tribos ou mesmo gêneros. Este é o caso da subfamília Heteroponerinae. Até recentemente, as formigas desta subfamília eram consideradas como pertencentes à tribo Ectatommini que, juntamente com outras tribos, formavam um táxon muito abrangente e heterogêneo, a subfamília Ponerinae (BOLTON, 1994; BOLTON, 1995).

Brown (1958) apresentou a primeira proposta de classificação para Ectatommini. Neste trabalho, uma série extensiva e bem justificada de sinonímias genéricas reduziu um imenso e confuso arranjo de nomes a apenas nove gêneros (*Acanthoponera*, *Aulacopone*, *Discothyrea*, *Ectatomma*, *Gnamptogenys*, *Heteroponera*, *Paraponera*, *Proceratium* e *Rhytidoponera*). Apesar de não ter realizado uma análise cladística, Brown comparou a morfologia de Ectatommini a de diversos outros grupos de Ponerinae, concluindo que Ectatommini apresentava os gêneros mais basais, sendo *Acanthoponera* o gênero que reunia o maior número de características ancestrais e do qual se derivava diretamente *Heteroponera* que, por sua vez, seria mais intimamente relacionado à *Aulacopone, Discothyrea, Gnamptogenys*, *Proceratium* e *Rhytidoponera*, enquanto *Ectatomma* e *Paraponera* formariam uma linhagem distinta.

Lattke (1994) foi o primeiro a propor uma análise filogenética para Ectatommini utilizando um conjunto abrangente de caracteres de morfologia externa. Em seu estudo, Lattke demonstrou que Ectatommini era um grupo polifilético e propôs uma nova classificação para os gêneros que o compunha, revalidando as tribos Paraponerini, com *Paraponera* como único membro e Proceratiini, englobando *Discothyrea* e *Proceratium*. Os demais gêneros foram mantidos em Ectatommini, que passou a ser representada por dois clados, sendo um

deles formado por *Acanthoponera* e *Heteroponera* (grupo *Heteroponera*), enquanto o segundo englobava *Ectatomma, Gnamptogenys* e *Rhytidoponera* (grupo *Ectatomma*). Contudo, Ectatommini permaneceu um grupo polifilético, uma vez que os clados que a compunham não compartilhavam o mesmo ancestral em nenhuma das topologias obtidas por Lattke (Figura 4.1A).

Os resultados de Lattke foram duramente contestados por Keller (2000) que afirmou que a classificação proposta por este autor era cladisticamente inconsistente, já que a tribo Ectatommini era polifilética e suas análises foram baseadas em propostas filogenéticas antigas e irrelevantes para a escolha dos grupos externos. Keller então ampliou a matriz de Lattke com novos táxons e caracteres e

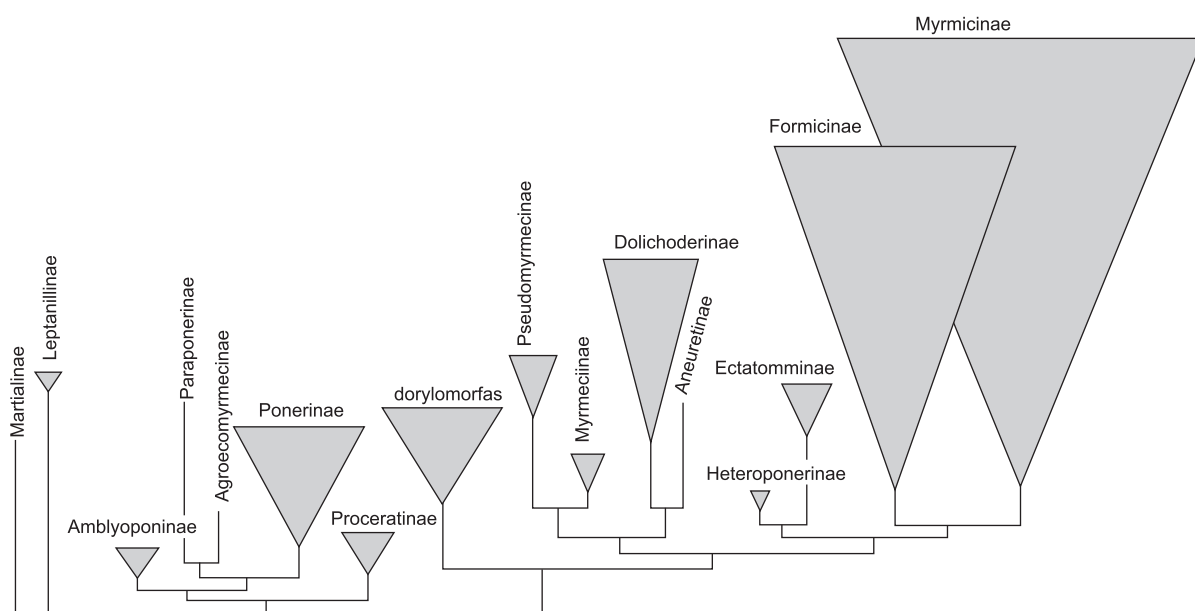
Figura 4.1 – Relações entre os gêneros de Ectatommini com as propostas para a reclassificação da tribo segundo (A) Lattke (1994) e (B) Keller (2000). A barra azul mostra a posição dos gêneros heteroponeríneos incluídos nas análises (Modificado de Feitosa, 2011)

desenvolveu uma nova análise filogenética (Figura 4.1B). Seus resultados confirmaram a distância filogenética entre *Paraponera* e os demais gêneros e também a monofilia dos grupos *Heteroponera* e *Ectatomma*. Contudo, surpreendentemente, o grupo *Heteroponera* aparece como grupo-irmão de um clado formado por membros de outras subfamílias de formigas (Apomyrminae e Cerapachyinae) e que também inclui o grupo *Ectatomma*. Estes resultados contrastam drasticamente com o observado em todos os estudos anteriores, perpetuando a instabilidade nas classificações de Ectatommini.

Dadas as evidências de que Ectatommini e mesmo Ponerinae constituíam agrupamentos artificiais, Bolton (2003) desenvolveu um estudo morfológico minucioso e extremamente abrangente e decidiu dividir Ponerinae em seis subfamílias: Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae e Proceratiinae que se somaram às demais 15 subfamílias existentes. Os gêneros que até então formavam a tribo Ectatommini agora se encontram divididos nas subfamílias Ectatomminae (*Ectatomma, Gnamptogenys*, *Rhytidoponera* e *Typhlomyrmex*), Heteroponerinae (*Acanthoponera*, *Aulacopone* e *Heteroponera*) e Proceratiinae (*Discothyrea, Probolomyrmex* e *Proceratium*).

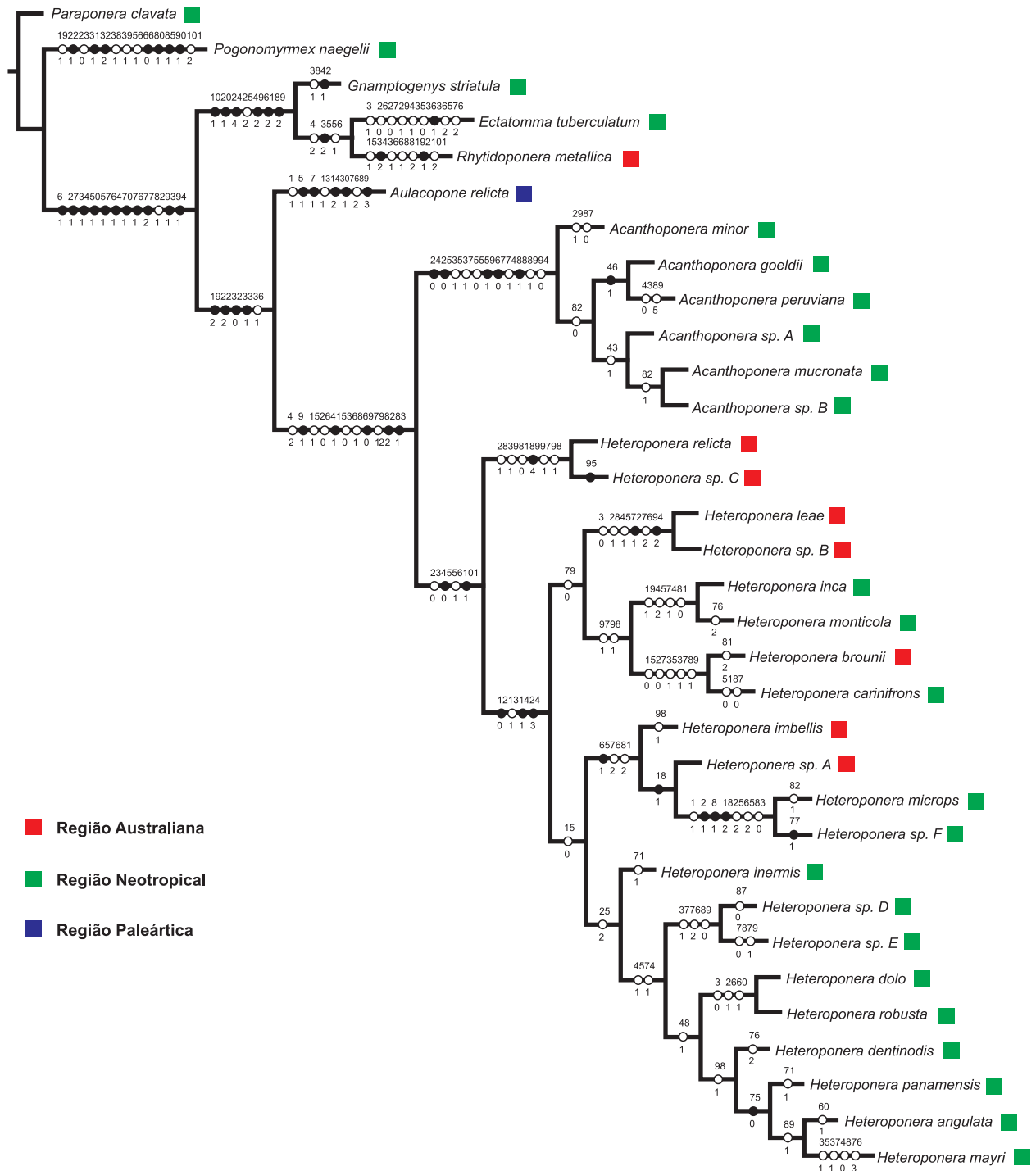
No mesmo trabalho, Bolton (2003) considerou as subfamílias originadas do desmembramento de Ponerinae como membros de um agrupamento informal, o qual chamou de poneromorfas. Este termo teve aceitação por algum tempo e apareceu com frequência na literatura dos anos seguintes ao trabalho de Bolton. No entanto, filogenias recentes utilizando dados moleculares demonstraram que as poneromorfas formam, na verdade, uma assembleia artificial, com um grupo monofilético (o complexo poneroideo), excluindo-se as subfamílias Ectatomminae e Heteroponerinae que juntas formam o complexo ectaheteromorfo e que, ao lado de Formicinae e Myrmicinae, compõem o atual clado formicoide (MOREAU et al., 2006; OUELLETTE et al., 2006; BRADY et al., 2006; RABELING et al., 2008) (Figura 4.2).

Mais recentemente, Keller (2011) publicou uma das análises filogenéticas mais abrangentes já feitas para formigas, utilizando exclusivamente caracteres morfológicos, com ênfase nos grupos incluídos no complexo poneromorfo de Bolton (2003). Apesar das grandes divergências deste trabalho com as propostas recentes que utilizaram dados moleculares, a proposta de Keller comprova a parafilia do complexo poneromorfo e a relação de grupo-irmão entre Ectatomminae e Heteroponerinae (grupo ectaheteromorfo).

Feitosa (2011) desenvolveu uma revisão taxonômica global e a primeira tentativa de analisar as relações filogenéticas internas de Heteroponerinae com base em caracteres morfológicos externos de todos os táxons nela incluídos. A análise filogenética

Figura 4.2 – Sumário das relações filogenéticas entre subfamílias de formigas reconstruídas com base em dados moleculares. Os triângulos representam a diversidade de cada subfamília (Modificado de Keller, 2011).

a partir de caracteres morfológicos (Figura 4.3) corroborou a monofilia de Heteroponerinae. Os gêneros *Acanthoponera* e *Heteroponera* apareceram como monofiléticos em todas as topologias encontradas. As relações internas apontaram para uma posição basal do gênero paleártico *Aulacopone*, que figura como grupo-irmão do clado *Acanthoponera* + *Heteroponera*. Este estudo está sendo complementado com a obtenção de dados moleculares para novas inferências sobre a filogenia da subfamília.

A taxonomia alfa de Heteroponerinae sofreu poucas alterações desde o trabalho de Brown (1958). Entre os últimos trabalhos em que foram

Figura 4.3 – Relações filogenéticas internas de Heteroponerinae com base em caracteres morfológicos. Topologia única obtida através da metodologia de pesagem implícita de caracteres (k=3) (Modificado de Feitosa, 2011).

abordados aspectos da taxonomia dos gêneros heteroponeríneos, está o de Kempf (1962), que oferece retoques à classificação das espécies neotropicais de *Heteroponera* e o artigo de Taylor (2011), com uma revisão das espécies do grupo *Heteroponera leae*, restritas à Austrália. Desde o trabalho de Brown (1958), nenhuma revisão do gênero *Acanthoponera* foi realizada, exceto pelo trabalho de Feitosa (2011).

Pelo conceito atual de subfamílias de formigas, Heteroponerinae ainda engloba os três gêneros nela combinados por Bolton (2003): *Acanthoponera*; *Aulacopone* (*incertae sedis*) e *Heteroponera*, todos reunidos em uma única tribo, Heteroponerini. São formigas de tamanho médio que, apesar de não estarem entre os elementos mais conspícuos da mirmecofauna, podem ser consideradas relativamente comuns dependendo da região. Morfologicamente, caracterizam-se principalmente pela presença de uma carena cefálica longitudinal mediana conspícua, que vai da margem anterior ou posterior do clípeo ao vértice da cabeça; clípeo largamente inserido entre as inserções antenais; antena com 12 artículos; sutura promesonotal presente e flexível e meso e metatíbias com um único esporão cada.

Acanthoponera é representado por quatro espécies neotropicais. *Heteroponera* apresenta 19 espécies, seis das quais restritas à Região Australiana e 13 exclusivamente neotropicais. *Aulacopone* é conhecido por uma única espécie, *A. relicta*, representada por um par de rainhas coletadas por volta da década de 1930 em duas localidades no sudoeste da Ásia (Azerbaijão), das quais uma (o holótipo) está perdida.

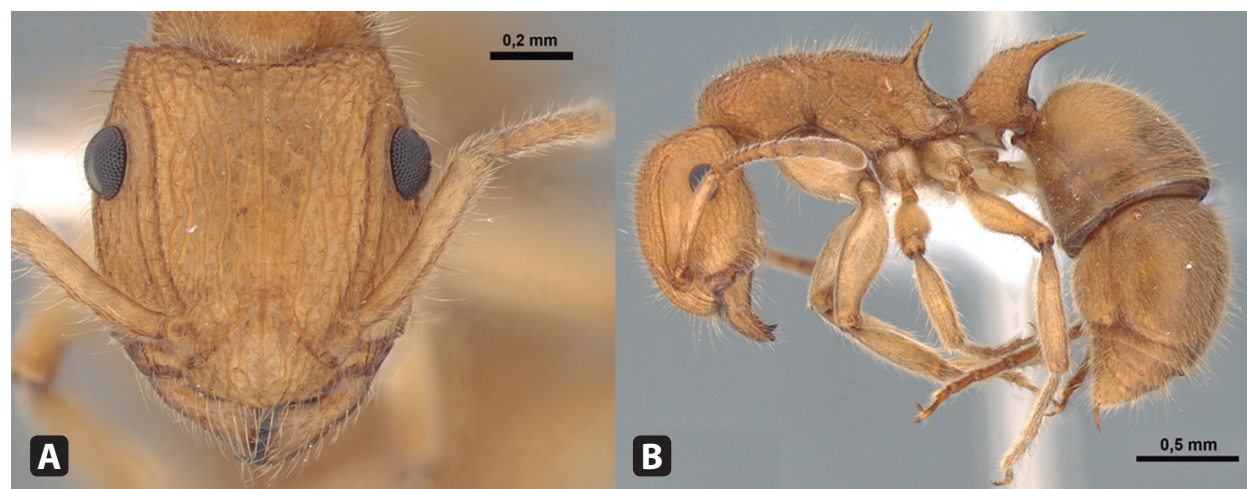
Representantes de Heteroponerinae no Brasil

Acanthoponera Mayr, 1862

Acanthoponera compreende até então quatro espécies (*A. goeldii*, *A. minor, A. mucronata* e *A. peruviana*) caracterizadas principalmente pela presença de escrobos antenais profundos, olhos muito desenvolvidos, espinhos propodeais longos e ápice do pecíolo terminando em um espinho muito desenvolvido (Figura 4.4).

Este é o único gênero de Heteroponerinae restrito exclusivamente à Região Neotropical, ocorrendo do sul do México ao norte da Argentina, preferencialmente em áreas de maior altitude. No Brasil ocorrem três espécies, *A. goeldii* Forel, *A. mucronata* (Roger) e *A. peruviana* Brown. *Acanthoponera goeldii* está restrita às áreas de Floresta Atlântica do Sul e Sudeste do Brasil, enquanto *A. peruviana* só é encontrada na Região Amazônica. Já *A. mucronata* possui a maior distribuição entre as espécies do gênero e pode ser encontrada em todas as regiões do país.

A principal referência para a identificação das espécies deste gênero segue sendo o trabalho de Brown (1958) que se baseia principalmente no grau de desenvolvimento dos espinhos propodeais e na profundidade da constrição entre o primeiro e o segundo segmentos gastrais para delimitar as espécies. Estas características têm grande importância taxonômica, mas o material acumulado recentemente em coleções permitiu a observação de novas estruturas morfológicas diagnósticas para espécies e o reconhecimento de pelo menos duas

Figura 4.4 – *Acanthoponera mucronata,* operária em (a) vista frontal e (b) vista lateral. Foto: Ricardo Kawada.

novas espécies para o gênero, uma delas aparentemente endêmica do Sul do Brasil e Uruguai (FEITOSA, 2011).

Operárias de *Acanthoponera* são formigas robustas que possuem hábitos noturnos e nidificam exclusivamente na vegetação, tanto em florestas úmidas quanto em bosques isolados. De fato, exemplares têm sido coletados em locais com grande atividade antrópica como regiões centrais das cidades de São Paulo e Curitiba, por exemplo (R. FEITOSA, obs. pess.). Por mais singular que possa parecer, a principal técnica de coleta para as formigas deste gênero é a armadilha Malaise de interceptação de voo de insetos. Sendo exclusivamente arborícolas e muito territorialistas, operárias tendem a investigar armadilhas Malaise logo após sua instalação em áreas de floresta e assim acabam capturadas pelos recipientes coletores.

Em seu ambiente natural, as operárias vagam solitariamente por entre galhos e folhas à procura de pequenos artrópodes protegidas pela escuridão noturna. Ao menor sinal de perturbação ou mesmo sob o feixe de luz de uma lanterna, as operárias imediatamente ficam imóveis, dificultando sua localização. Não há relatos sobre estratégias reprodutivas ou estrutura de ninhos.

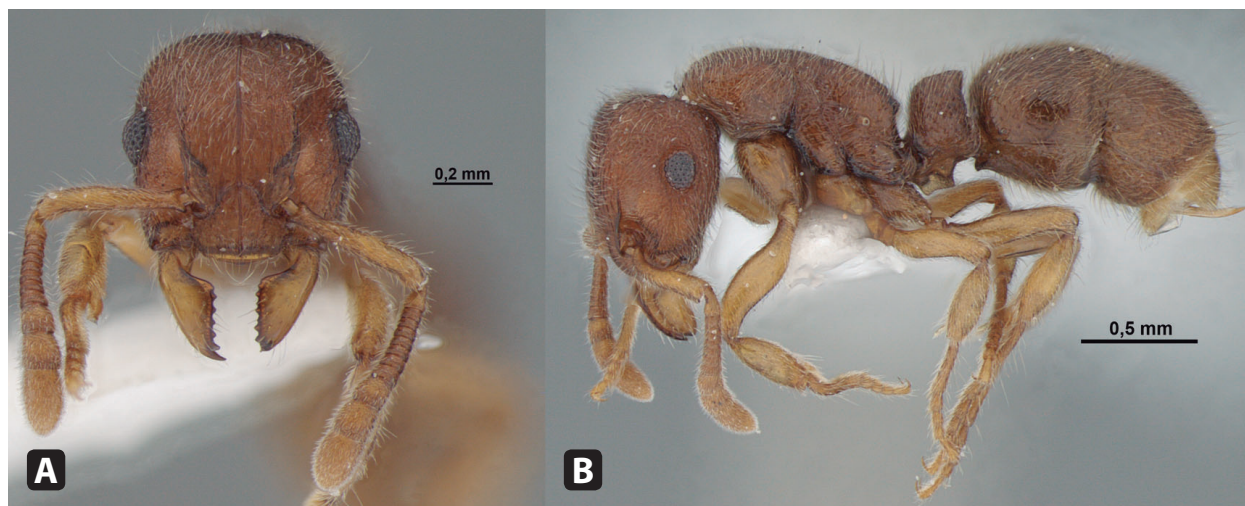
Heteroponera Mayr, 1887

Heteroponera é o gênero-tipo e o que abriga o maior número de espécies na subfamília. Treze espécies são conhecidas para a Região Neotropical. As espécies deste gênero podem ser imediatamente diferenciadas do gênero próximo *Acanthoponera* pela ausência de um lobo basal nas garras tarsais e pelo menor desenvolvimento dos espinhos propodeais e da projeção posterior do pecíolo (Figura 4.5).

Na Região Neotropical *Heteroponera* ocorre da América Central ao centro-sul do Chile, apresentando maior riqueza nas florestas montanhosas da Colômbia e da Mata Atlântica brasileira. De fato, o Brasil abriga oito das 13 espécies descritas para o gênero: *H. angulata* Borgmeier, *H. dentinodis* (Mayr), *H. dolo* (Roger), *H. flava* Kempf, *H. inermis* (Emery), *H. mayri* Kempf, *H. microps* Borgmeier, e *H. robusta* Kempf.

A referência até então utilizada para a identificação de espécies de *Heteroponera* no Brasil é a revisão de Kempf (1962), que ainda é de bastante ajuda na nomeação das espécies que ocorrem nesta região. Contudo, o acúmulo de exemplares deste gênero em coleções entomológicas desde o trabalho de Kempf permitiu um estudo mais abrangente sobre os limites específicos dos membros de *Heteroponera* que irá resultar em alterações na atual classificação do gênero, incluindo algumas sinonímias e descrições de espécies novas (FEITOSA, 2011).

Os ninhos de *Heteroponera* são normalmente encontrados em áreas de floresta úmida, no interior de troncos em decomposição caídos, entre folhas nas camadas mais profundas da serapilheira e eventualmente na vegetação, onde ocupam cavidades no interior de galhos vivos ou mortos ou nidificam entre as raízes de epífitas. As colônias são relativamente pequenas, em geral com menos de 200 operárias. Quando perturbadas, as operárias

Figura 4.5 – *Heteroponera mayri,* operária em (a) vista frontal e (b) vista lateral. Foto: Ricardo Kawada.

tendem a cercar a prole e posicionar o gáster para cima sem, no entanto, mostrarem-se agressivas, permanecendo imóveis ou fingindo-se de mortas (tanatose) (LATTKE, 2003; BORGES et al., 2004; LONGINO, 2005).

A ergatoginia é um fenômeno comumente observado em *Heteroponera*. Nas espécies em que esta estratégia reprodutiva foi registrada, além das gines ergatoides, normalmente também estão presentes gines aladas. A fundação de novas colônias se dá, muito provavelmente, por fissão, como demonstram alguns experimentos conduzidos em laboratório (FRANÇOSO, 1995; FEITOSA, 2011).

Em laboratório, espécies de *Heteroponera* aceitam preferencialmente larvas e adultos de *Tenebrio mollitor* (Coleoptera: Tenebrionidae), larvas de *Alphitobius* sp. (Coleoptera: Tenebrionidae), adultos de *Falsonia candida* (Collembola) e larvas de *Drosophila* sp. (Diptera) (FRANÇOSO, 1995). Na natureza, diversas operárias foram observadas transportando pequenos artrópodes (inteiros ou em pedaços) para a colônia (FEITOSA, 2011).

Perspectivas

Na revisão taxonômica de Feitosa (2011), após o exame de 33 dos 36 espécimes-tipo designados para as espécies e subespécies de Heteroponerinae, seis espécies foram reconhecidas para o gênero *Acanthoponera*, duas ainda não descritas. *Heteroponera* apresenta 21 espécies (seis delas descritas pela primeira vez), sete das quais restritas à Região Australiana (três novas) e 14 exclusivamente neotropicais (três novas). Duas sinonímias foram propostas para espécies neotropicais. Indivíduos de castas e sexos ainda não registrados (incluindo machos, gines e operárias) foram descritos pela primeira vez para diferentes espécies de Heteroponerinae. Novos registros de localidades expandiram significativamente a distribuição conhecida para a maior parte das espécies.

O estudo de Feitosa lançou bases seguras para o reconhecimento e delimitação de grande parte das espécies da subfamília e representou o primeiro passo na tentativa de se compreender as relações filogenéticas internas em Heteroponerinae. Neste mesmo estudo fica evidente o quão tênues são os limites morfológicos entre Heteroponerinae e seu grupo-irmão, a subfamília Ectatomminae. Neste sentido, em nome da estabilidade taxonômica em Formicidae, justifica-se a sinonímia de Heteroponerinae sob Ectatomminae, uma vez que esta última detém a prioridade taxonômica por englobar o gênero mais antigo do agrupamento (*Ectatomma* Smith, 1858). Este ato nomenclatural, assim como as novas espécies reconhecidas neste estudo, serão formalmente propostos pelo presente autor em um manuscrito a ser publicado oportunamente.

Referências

BOLTON, B. **Identification Guide to the Ant Genera of the World**. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, p. 222, 1994.

BOLTON, B. **A New General Catalogue of the Ants of the Word**. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 1995. 504 p.

BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v. 71, p. 1-370, 2003.

BORGES, D. S.; DELABIE, J. H. C.; MARIANO, C. S. F.; POMPOLO, S. G. Notes écologiques et étude cytogénétique de la Fourmi néotropicale *Heteroponera dolo* (Roger, 1981) (Hymenoptera, Formicidae, Heteroponerinae). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, v. 109, p. 257-261, 2004.

BRADY, S. G.; SCHULTZ, T. R.; FISHER, B. L.; WARD, P. S. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 13(48), p. 18172-18177, 2006.

BROWN, W. L., Jr. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology of Harvard College**, v. 118, p. 175-362, 1958.

FEITOSA, R. S. M. **Revisão Taxonômica e Análise Filogenética de Heteroponerinae (Hymenoptera: Formicidae)**. Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto. São Paulo, Brasil. 2011. XIII + 297 p.

FRANÇOSO, M. F. L. **Biologia e Taxonomia de *Heteroponera* Mayr, 1887 Neotropicais (Hymenoptera: Formicidae)**. Dissertação de mestrado apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil. 1995. 125 p.

KELLER, R. A. Cladistics of the tribe Ectatommini (Hymenoptera: Formicidae): a reappraisal. **Insect Systematics; Evolution**. 2000. v. 31, p. 59-69.

KELLER, R. A. A phylogenetic analysis of ant morphology (Hymenoptera: Formicidae) with special reference to the poneromorph subfamilies. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 355, p. 1-90, 2011.

KEMPF, W. W. Retoques à classificação das formigas do gênero *Heteroponera* Mayr (Hym., Formicidae). **Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia**, v. 15, p. 29-47, 1962.

LATTKE, J. E. Phylogenetic relationships and classification of ectatommine ants (Hymenoptera: Formicidae). **Entomologica Scandinavica**, v. 25, p. 105-119, 1994.

LATTKE, J. E. Subfamilia Ponerinae. In: Fernández, F. (Org.). **Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humbolt. Bogotá. 2003. p. 261-276.

LONGINO, J. T. 2005. **Ants of Costa Rica**. Publicação eletrônica. Disponível em: http://www.evergreen.edu/ants/AntsofCostaRica.html. (Acessado em 20 de Julho de 2011).

MAYR, G. L. Myrmekologische Studien. **Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien**, v. 12, p. 649-776, 1862.

MAYR, G. L. Südamerikanische Formiciden. **Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien**, v. 37, p. 511-632, 1887.

MOREAU, C. S.; BELL, C. D.; VILA, R.; ARCHIBALD, B.; PIERCE, N. E. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. **Science**, v. 312, p. 100-104, 2006.

OUELLETTE, G. D.; FISHER, B. L.; GIRMAN, D. J. Molecular systematics of basal subfamilies of ants using 28S rRNA (Hymenoptera: Formicidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 40, p. 359-369, 2006.

RABELING, C.; BROWN J. M.; VERHAAGH, M. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 105 (39), p. 14913-14917, 2008.

TAYLOR, R. W. Australasian ants of the subfamily Heteroponerinae (Hymenoptera: Formicidae): (1) General introduction and review of the *Heteroponera leae* (WHEELER, 1923) species group, with descriptions of two new species. **Myrmecological News**, v. 15, p. 117-123, 2011.

5

Estado da arte sobre a Filogenia, Taxonomia e Biologia de Paraponerinae

Itanna O. Fernandes, Jorge L. P. de Souza, Fabricio B. Baccaro

Resumo

A subfamília Paraponerinae possui uma série de mudanças em sua classificação taxonômica no decorrer da história. A utilização de dados morfológicos e moleculares em filogenias mais recentes, demonstrou que a posição de Paraponerinae dentro do grupo de poneromorfas ainda está indefinida, visto que as relações filogenéticas com as subfamílias Proceratiinae, Agroecomyrmecinae e Amblyoponinae ainda não foram esclarecidas.

Paraponerinae possui duas espécies, *Paraponera clavata*, sua única espécie vivente, e *Paraponera dieteri*, espécie fóssil oriunda de âmbar Dominicano. As principais características morfológicas do gênero são, os escobros antenais em forma de "v", curvando-se detrás dos olhos; soquetes antenais ocultos pelos lobos frontais, localizados longe da margem anterior da cabeça; garras tarsais com dentes pré-apicais; e nodo peciolar longo e sub-retangular. São formigas grandes, as operárias podem chegar a mais de 2,5 cm.

O tamanho das colônias pode variar entre 200 a 3000 operárias e o ninho está normalmente localizado na base de árvores. As operárias estabelecem trilhas de forrageio estáveis, forrageando ativamente tanto no sub-bosque como no dossel. O hábito alimentar pode ser classificado como onívoro, já que operárias são frequentemente observadas forrageando em nectários extraflorais e carregando pequenos invertebrados ou partes deles para o ninho. Estudos indicaram que o forrageamento em *P. clavata* é principalmente noturno, mas pode variar entre as colônias. Sua distribuição é ampla, com registros da Nicarágua, na América Central, até o Centro-Sul do Brasil. Mapas de distribuição em larga escala sugerem que a ocorrência de *P. clavata* está mais correlacionada com variáveis abióticas, como pluviosidade e temperatura média, que com variáveis bióticas, como tipo de vegetação.

Paraponera clavata é conhecida por aplicar ferroadas extremamente dolorosas, ocasionando febre, tremores, sudorese fria, náuseas, vômito e arritmia cardíaca. A dor, no entanto, é o principal sintoma da picada, sendo extremamente violenta e capaz de permanecer por períodos de até 24 horas. O veneno da *P. clavata* é classificado como neurotóxico atuando diretamente no sistema nervoso central dos insetos, bloqueando a transmissão de sinapses e tem potencial para aplicação em inseticidas biológicos. Os indivíduos de *P. clavata* são popularmente conhecidos como "tocandiras ou tucandeiras", são utilizados como elementos folclóricos. Na Região Norte do Brasil, índios Sateré-Mawé utilizam as tucandeiras em rituais de passagem para a vida adulta.

FERNANDES, Itanna O.; SOUZA, Jorge L. P. de; BACCARO, Fabricio B. Estado da arte sobre a Filogenia, Taxonomia e Biologia de Paraponerinae. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 43-53.

Abstract

State of the art of the taxonomy and phylogeny of the subfamily Paraponerinae - The Paraponerinae has experienced a series of changes in its taxonomic history. Indeed, morphological and molecular data in more recent phylogenies indicate that the position of Paraponerinae within the poneromorph group is still undefined, since certain phylogenetic relationships with Proceratiinae, Agroecomyrmecinae and Amblyoponinae have not been clarified. Paraponerinae has two species, *Paraponera clavata*, the only living species, and *Paraponera dieteri*, a fossil species from Dominican amber. The genus diagnosis is the presence of antennal scrobes in a "v" shape curving behind the eyes, antennal sockets hidden by the frontal lobes and located far from the anterior margin of the head, tarsal claws with pre-apical teeth and a long sub-rectangular petiolar node. Ants are large, with workers reaching more than 2.5 cm.

The colony size can vary between 200-3000 workers and the nest is usually located at the base of trees. The workers establish stable foraging trails, actively foraging in both, understorey and canopy. *P. clavata* has an omnivorous diet, with workers frequently observed foraging on extrafloral nectaries and carrying small invertebrates to the nest. Foraging studies indicate that *P. clavata* is primarily nocturnal, but the foraging time can vary among the colonies. *P. clavata* is widely distributed, with records from Nicaragua in Central America, through to the center and south of Brazil. Large-scale distribution maps in South America suggest that the occurrence of *P. clavata* is more correlated with abiotic variables, such as rainfall and mean temperature, than with biotic variables, such as type of vegetation.

Paraponera clavata has an extremely painful sting, with symptoms of fever, chills, cold sweats, nausea, vomiting and cardiac arrhythmia. The pain after a sting is the main symptom, being extremely violent and able to remain for up to 24 hours. *P. clavata* venom is neurotoxic, acting directly on the central nervous system of insects to block transmission at synapses, and has potential use for application in biological insecticides. Individuals of *P. clavata*, locally known as 'tucandiras or tucandeiras' are used as folklore elements. In the northern region of Brazil, the Sateré-Mawé Indians use tucandeiras in rites of passage to adulthood.

Sistemática de Paraponerinae

A subfamília Paraponerinae possui apenas uma espécie vivente, *Paraponera clavata* (FABRICIUS, 1775), e apresenta uma série de mudanças em sua classificação taxonômica no decorrer da história. Em 1954, Brown apresentou a primeira classificação para o chamado complexo Poneroide, composto pelas subfamílias Ponerinae, Cerapachyinae, Myrmicinae, Dorylinae e Leptanillinae (Figura 5.1). De acordo com esta classificação, *Paraponera clavata* foi agrupada na subfamília Ponerinae, dentro da tribo Ectatommini.

Brown (1958) ao estudar as relações existentes entre os indivíduos que compunham a subfamília Ponerinae propôs uma nova classificação, baseada em caracteres morfológicos, que reduziu as três tribos da subfamília Ponerinae (Ectatommini, Paraponerini e Proceratiini) a somente uma: Ectatommini. Concluiu também que os gêneros *Paraponera* e *Ectatomma* estariam relacionados, devido à presença do lobo anal na asa posterior em ambos os gêneros.

Lattke (1994) revalidou a tribo Paraponerini através de uma filogenia baseada em caracteres morfológicos, onde a ausência do processo anteroventral póspeciolar, a presença de tumosidades laterais no pronoto e o escrobo antenal bem desenvolvidos de *P. clavata* a distinguia de qualquer outra Ectatommini. Neste mesmo trabalho, também demonstrou que a tribo Ectatommini formava um agrupamento polifilético (Figura 5.2).

Keller (2000) analisou as relações existentes entre os membros da tribo Ectatommini e sugeriu um arranjo diferente do proposto por Lattke (1994). Keller menciona que a posição do gênero *Paraponera* é mal suportada para uma proposta de reclassificação. Ao reanalisar a matriz proposta por Lattke, observou que a posição de *Paraponera* mudava à medida que o grupo externo era modificado.

FIGURA 5.1 – Árvore filogenética para as subfamílias de Formicidae proposta por Brown em 1954 (Adaptado de Keller, 2011).

Leptanillinae
Dorylinae
Myrmicinae
Ponerinae
Cerapachyinae
Pseudomyrmecinae
Myrmeciinae
Dolichoderinae
Formicinae
Proceratini
Ectatommini
other tribes
Amblyoponini
Prionomyrmex
Myrmecia
Nothomyrmecia
Aneuretini
other tribes
?
?
PONEROID COMPLEX
MYMECIOID COMPLEX
TIPHIOID ANCESTOR

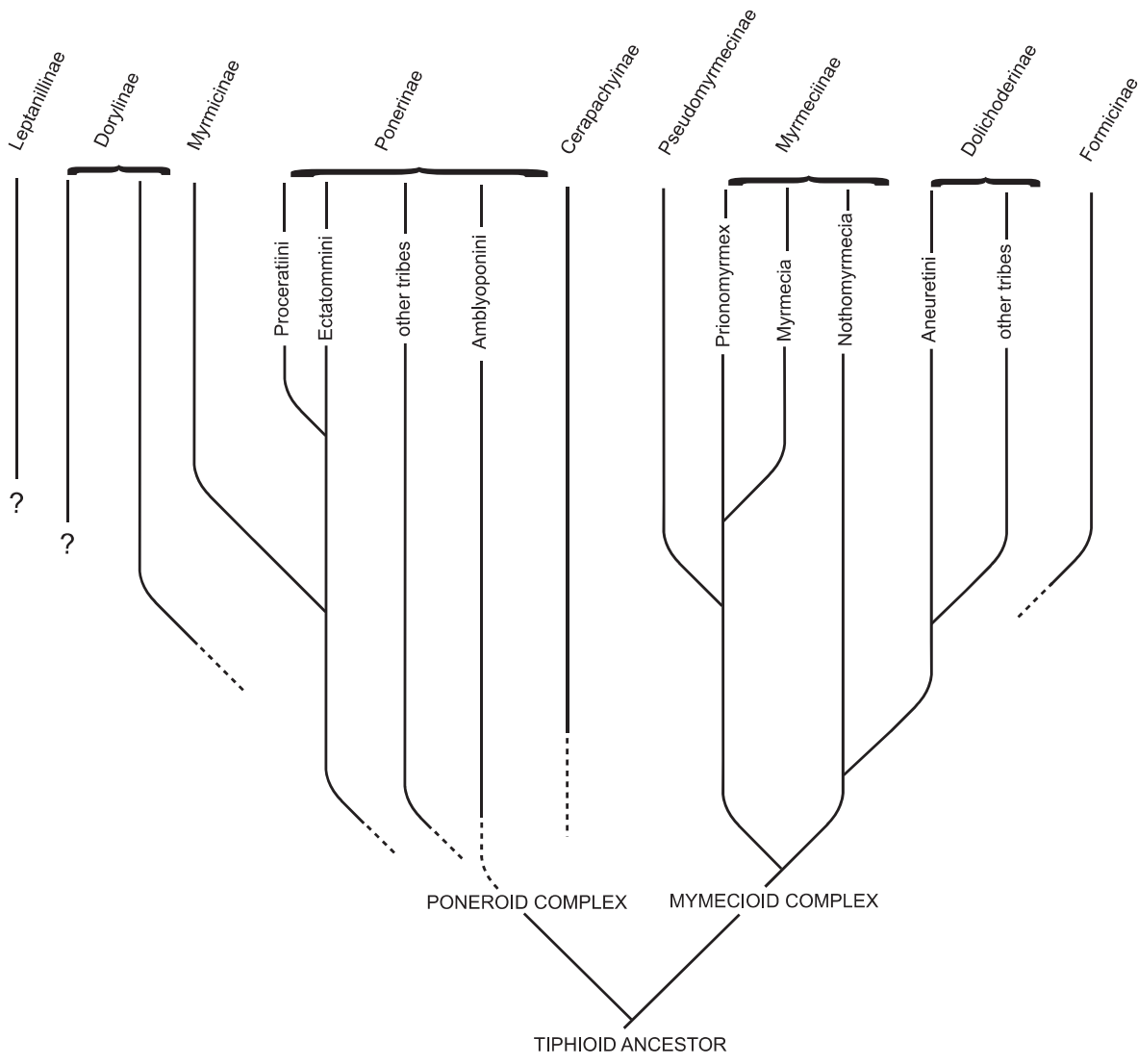
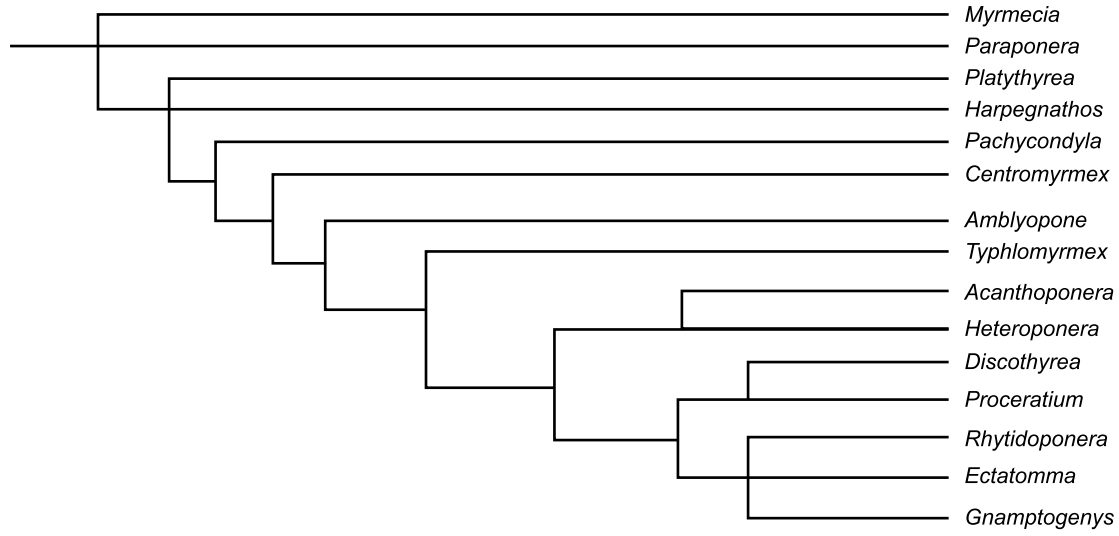
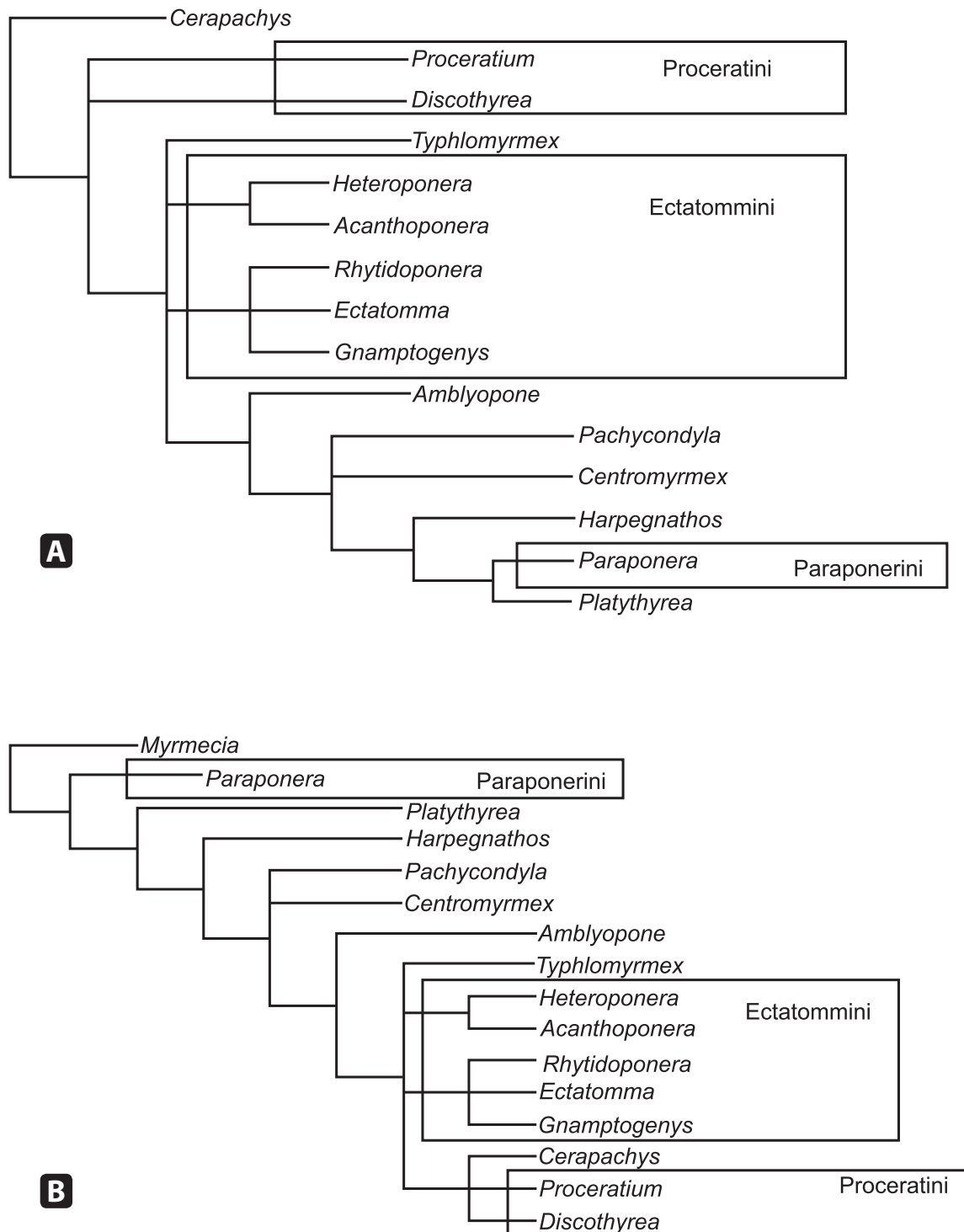



FIGURA 5.2 – Relações filogenéticas dos gêneros da subfamília Ponerinae com grupo externo representado pelo gênero *Myrmecia* (Modificado de Lattke, 1984).

Paraponera assumia uma posição terminal quando *Cerapachys* era utilizada como grupo externo e basal ao utilizar *Myrmecia* (Figura 5.3).

Ao final, Keller concluiu que *Paraponera* era grupo-irmão das demais poneríneas + *Cerapachys*. De acordo com essa análise, a classificação tribal de Ponerinae não é suportada e Ectatommini (*sensu* Lattke) continua envolvida em uma politomia.

Bolton (2003) desmembrou a então subfamília Ponerinae em seis subfamílias: Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae e Proceratiinae. Neste mesmo trabalho,

FIGURA 5.3 – Relações filogenéticas para a subfamília Ponerinae propostas por Keller (2000) com grupos externos representados pelos gêneros *Cerapachys* (A) e *Myrmecia* (B).

usou pela primeira vez o termo "poneromorfas" para o agrupamento informal recém-criado.

A utilização de dados moleculares em filogenias mais recentes (BRADY et al., 2006; CROZIER, 2006; MOREAU et al., 2006; OULLETTE et al., 2006; RABELING et al,. 2008) (Figura 5.4) demonstrou que a posição de Paraponerinae dentro do grupo de poneromorfas está indefinida, visto que a subfamília possui relações filogenéticas ainda não resolvidas com a subfamília Proceratiinae.

Keller (2011), utilizando caracteres morfológicos, propôs uma nova filogenia para a família Formicidae, com especial ênfase nas poneromorfas. A análise com pesagem implícita indicou que Paraponerinae seria grupo-irmão do clado Proceratiinae (I), myrmicomorfas (G, H) e dorylomorfas (N) (Figura 5.5).

Schmidt (2013), utilizando dados moleculares, também encontrou dificuldades ao tentar definir o grupo-irmão da subfamília Ponerinae. Apesar de suas análises indicarem uma possível

FIGURA 5.4 – Filogenia para as subfamílias de Formicidae, modificada de Rabeling et al., 2008, (BPP: Probabilidade Posterior Bayesiana; ML BP: Máxima Verossimilhança e Bootstrap Proporções.

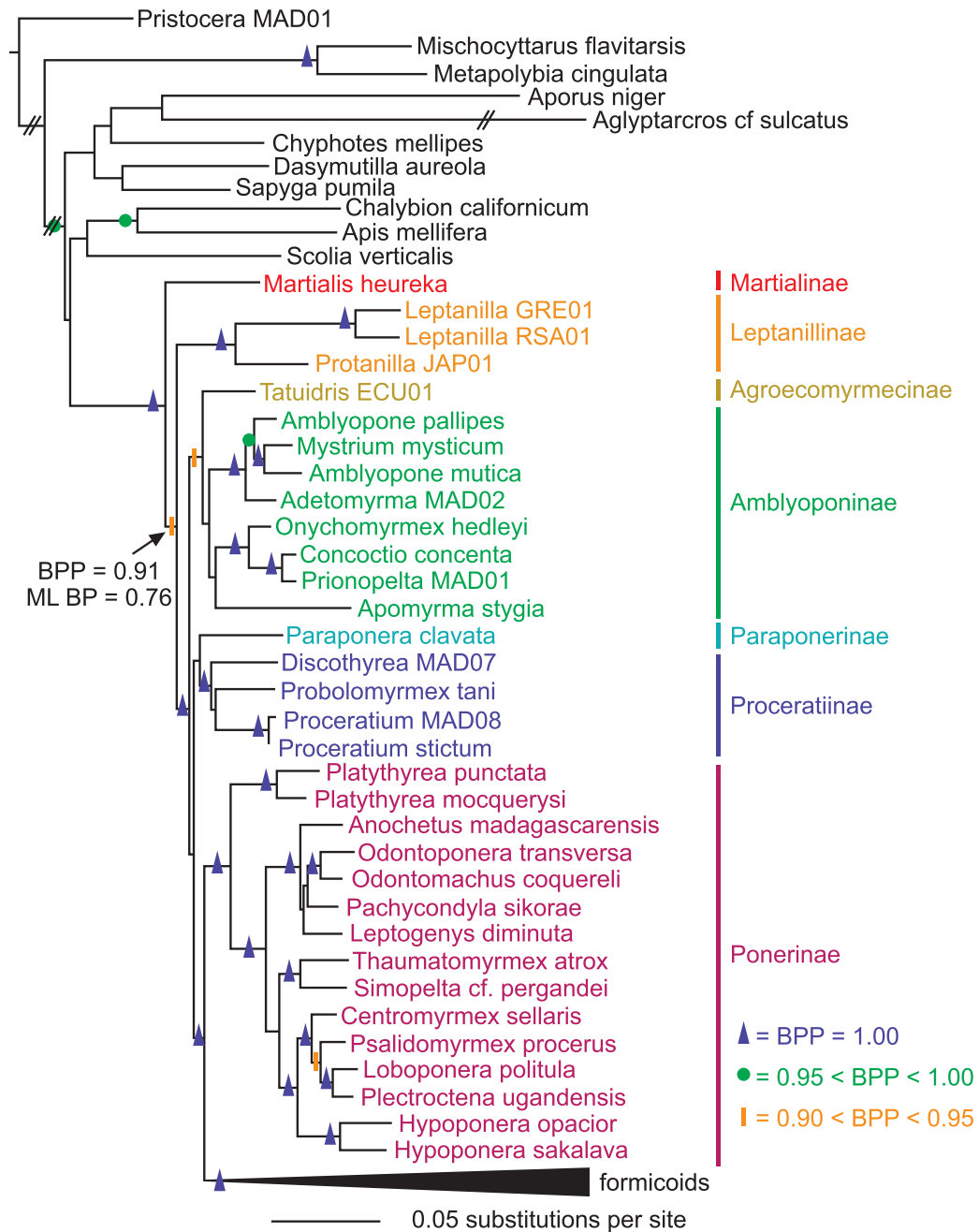
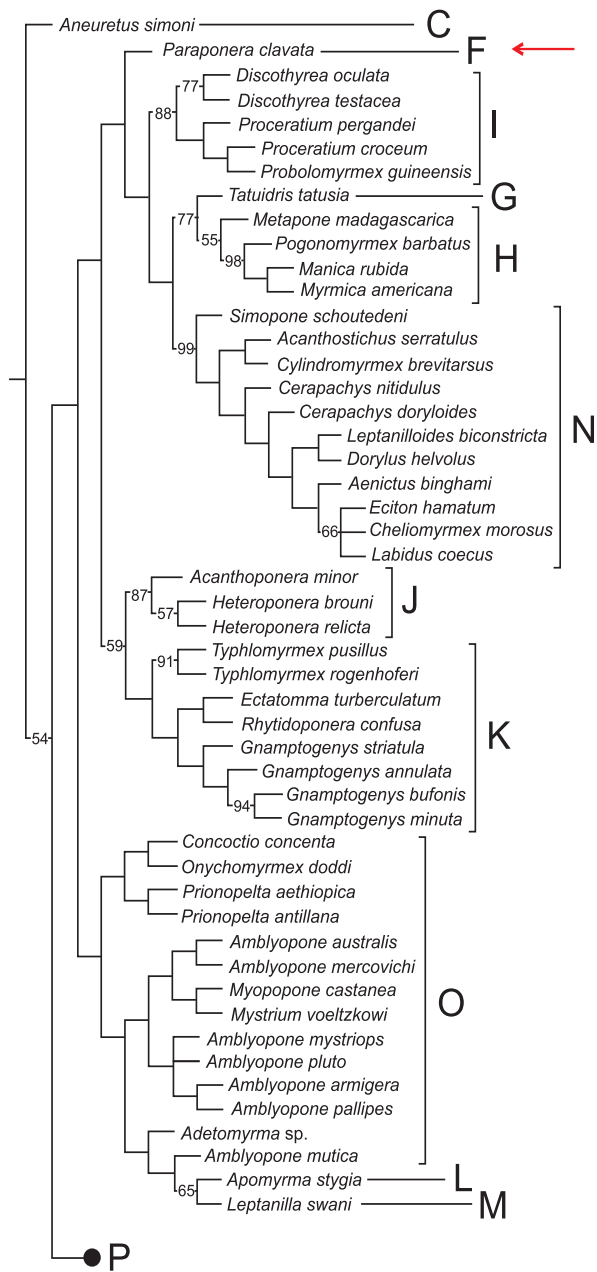



FIGURA 5.5 – Filogenia de consenso estrito com pesagem implícita proposta por Keller (2011), com destaques para posição de *Paraponera clavata* (modificada de Keller, 2011).

relação de parentesco entre Ponerinae e Paraponerinae + Agroecomyrmecinae, o autor se manteve cético e preferiu não afirmar essa relação entre as subfamílias. Já Moreau; Bell (2013) encontraram uma forte relação entre as subfamílias Paraponerinae e Agroecomyrmecinae, ao utilizarem dados moleculares para inferir a diversificação evolutiva e biogeográfica em formigas.

As relações de parentesco de Paraponerinae permanecem não resolvidas. As filogenias utilizando dados morfológicos (LATTKE, 1994; KELLER, 2000) ou moleculares (SCHMIDT, 2013; MOREAU; BELL, 2013) divergem nos resultados, principalmente se considerarmos a presença e ausência de determinados grupos como Proceratiinae e Agroecomyrmecinae nas análises.

Taxonomia

Paraponerinae é uma subfamília monotípica, representada pela espécie vivente *Paraponera clavata* (FABRICIUS, 1775), e *Paraponera dieteri* Baroni Urbani, 1994, espécie fóssil oriunda do âmbar Dominicano.

Emery (1901), em sua classificação da subfamília Ponerinae, salientou a importância dos caracteres morfológicos do gênero *Paraponera* e o alocou em uma tribo monotípica, Paraponerini. Brown (1958) transferiu o gênero para a tribo Ectatommini. Mais tarde, o gênero foi separado da tribo Ectatommini por Lattke (1994) e elevado à subfamília por Bolton (2003). A subfamília teve um histórico taxonômico conturbado, como mencionado acima.

O gênero possui como diagnose a presença de escrobos antenais em forma de "v", curvando-se detrás dos olhos; soquetes antenais ocultos pelos lobos frontais, afastados da margem anterior da cabeça; garras tarsais com dentes pré-apicais; e nodo peciolar longo e sub-retangular. São formigas grandes (operárias com mais de 2,5 centímetros) (Figura 5.6).

Paraponera clavata foi descrita em 1775 por Fabricius, designada originalmente como *Formica clavata*, sendo mais tarde transferida para o gênero *Paraponera* por Fr. Smith, em 1858.

Paraponera dieteri, tem uma história taxonômica um pouco mais conturbada. Wilson, em 1985, destacou a existência de um fóssil não identificado do gênero *Paraponera* em âmbar Dominicano. Esse exemplar, uma operária, estava em péssimas condições, o que permitiu apenas o desenho da garra tarsal anterior e parte do último somito do gáster (WILSON, 1985). Baroni Urbani, ao examinar a coleção do Museu de Stuttgart (Alemanha), mencionou a existência de uma operária intacta de *Paraponera* em âmbar Dominicano. Essa operária foi descrita sob o nome *Paraponera dieteri* Baroni Urbani, 1994.

Paraponera dieteri foi designada por caracteres morfológicos altamente variáveis, como: espinho no pronoto espinho no pronoto curto, cabeça longitudinalmente rugosa e estreita, e tamanho comparativamente menor (*P. dieteri*: 19.8 mm e *P.*

FIGURA 5.6 – (A) *Paraponera clavata* em vista frontal; (B) em vista lateral. Foto: April Nobile, disponível no site <www.AntWeb.org>, acessado em 28 de abril de 2015

clavata: 22.7 – 25.1 mm de comprimento total). Outro caráter pouco evidenciado é o processo subpeciolar, encoberto pelo fêmur em vista lateral, e parcialmente visível em vista ventral e obliqua (BARONI URBANI 1994) (Figura 5.7).

Biologia e distribuição

Paraponera clavata está provavelmente entre as formigas mais conspícuas das florestas tropicais. Esse fato não está relacionado com sua abundância local, que raramente é considerada alta, mas sim com o tamanho das operárias e o local de forrageio. Operárias de *P. clavata* podem ser encontradas forrageando sobre a vegetação, muitas vezes na altura dos olhos (BAADER, 1996). Consequentemente, espécimes de *P. clavata* são frequentemente coletados e depositados em coleções zoológicas, fornecendo informações importantes para documentar sua ocorrência. A distribuição dessa espécie é ampla, com registros desde a Nicarágua, na América Central, ao Centro-Sul do Brasil, na América do Sul. Mapas de distribuição em larga escala sugerem que a ocorrência de *P. clavata* está mais relacionada com variáveis abióticas, como pluviosidade e temperatura média, do que com variáveis bióticas, como o tipo de vegetação (MURPHY; BREED, 2007). Locais com maior pluviosidade a noroeste, bem como locais com temperaturas mais altas, no extremo leste da Amazônia brasileira, aparecem como as áreas com maior probabilidade de ocorrência de *P. clavata* (MURPHY; BREED, 2007).

Historicamente, a distribuição dos ninhos de *P. clavata* e a ocorrência da espécie em escala local receberam mais atenção dos pesquisadores. *P. clavata* nidifica no solo, na base de árvores de florestas tropicais. No entanto, ninhos já foram encontrados em forquilhas ou ocos de árvores (BREED; HARISON, 1989). Localmente, *P. clavata* parece preferir locais relativamente mais secos, construindo seus ninhos em encostas com mais de 5° de inclinação e posicionados no lado descendente da árvore, possivelmente usando o tronco como um escudo contra o escoamento de água durante chuvas fortes (ELANI, 2005). Por causa da forte relação com plantas, muitos pesquisadores investigaram a possível associação entre *P. clavata* e espécies de plantas em diversas localidades da América Central (BENNETT; BREED 1985; BELK et al., 1989; BREED et al., 1991; THURBER et al., 1993; PEREZ et al., 1999; DYER, 2002). Em Barro Colorado, no Panamá, ninhos de *P. clavata* foram frequentemente encontrados na base de *Pentaclethra macroloba* (BENNETT; BREED 1985). Um pequeno experimento demonstrou que rainhas em processo de fundação de colônias tendem a preferir tubos de ensaio com material de *Pentaclethra macroloba* (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). No entanto, a associação entre *P. clavata* e *Pentaclethra macroloba* pode ser restrita a algumas localidades. Também no Panamá, Belk et al. (1989) encontraram relações positivas entre ninhos de *P. clavata* na base outras espécies de árvores e de palmeiras.

O tamanho das colônias pode variar entre 200 a 3000 operárias (BREED; HARRISON, 1988).

FIGURA 5.7 – (A) Vista frontal da cabeça de *Paraponera dieteri* (holótipo); (B) Vista dorsal. Foto: Vincent Perrichot, disponível no site <www.AntWeb.org>, acessado em 28 de abril de 2015

As operárias estabelecem trilhas estáveis forrageando ativamente tanto no sub-bosque como no dossel da árvore a qual o ninho está associado e nas árvores ao redor. Estudos sobre forrageamento indicaram que *P. clavata* é principalmente noturna (MCCLUSKEY; BROWN, 1972), mas a atividade pode variar entre as colônias (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). A área de forrageio pode chegar até 40 m da entrada do ninho (BAADER, 1996; FEWELL et al., 1992). Como forrageiam em trilhas estáveis nos galhos das árvores e arbustos, operárias de *P. clavata* mais ativas durante o dia também podem usar marcos visuais para facilitar o retorno ao ninho (BAADER, 1996).

O hábito alimentar e as estratégias de forrageamento de *P. clavata* também foram relativamen-

te bem estudados. Apesar do tamanho e do potente ferrão sugerir que essa espécie seja exclusivamente predadora, a maioria dos trabalhos aponta para uma dieta ao menos em parte vegetariana. Ao longo do tempo, *P. clavata* foi classificada como predadora (WILSON, 1971), nectarívora oportunista (HERMANN, 1975; YOUNG, 1977), generalista (YOUNG; HERMANN, 1980) e herbívora (BREED; BENNETT, 1985). No entanto, a proporção de isótopos de nitrogênio "pesado" (N^{15}) de operárias de *P. clavata* é similar ao de espécies de formigas predadoras (DAVIDSON, 2005). De maneira em geral, operárias da mesma colônia podem ser observadas forrageando em nectários extraflorais e carregando pequenos invertebrados ou partes deles para o ninho (YOUNG; HERMANN, 1980). Por causa disso, sua posição na cadeia trófica pode variar entre localidades.

Paraponera e o Folclore: Ritual dos Sateré-Mawé

Os indivíduos de *P. clavata* são exemplos dos poucos insetos utilizados como elementos folclóricos. Na Região Norte do Brasil, índios Sateré-Mawé, que vivem entre o Amazonas e Belém do Pará, utilizam as formigas tucandeiras (como são conhecidas localmente) em rituais de passagem para a vida adulta.

Somente os homens vivenciam este ritual, que se inicia na infância e se repete por inúmeras vezes até a idade adulta. Esse rito assinala a passagem da criança ao adulto e consiste, basicamente, na experiência de colocar a mão em uma luva de palha trançada com indivíduos de *P. clavata* aprisionados com os ferrões voltados para a face interna do artefato. Para não serem ferroados durante a preparação da luva, os índios anestesiam as formigas usando água e folhas de cajueiro (*Anacardium ocidentale* L.). Ao colocar a mão dentro da luva, o iniciante sofre dolorosas ferroadas enquanto são realizados cânticos e danças (BOTELHO; WEIGEL, 2011; ROQUETTE-PINTO, 1915).

Existe uma tendência entre os mirmecólogos de considerar como tucandeiras (ou tocandiras) verdadeiras indivíduos de *P. clavata* e como falsas-tucandeiras espécimes de *Dinoponera australis, Dinoponera gigantea* e *Dinoponera quadriceps*. Embora alguns trabalhos relacionados a interações entre as tucandeiras e os humanos façam esta distinção entre tucandeiras verdadeiras e falsas, equívocos nas identificações taxonômicas ainda são cometidos. Isto acontece muito provavelmente por conta da informação básica partir de pessoas que não têm um vínculo acadêmico e obviamente não fazem as identificações com base em critérios taxonômicos. A confusão mais recorrente é a identificação de *P. clavata* como *Dinoponera* sp. e vice-versa, porém formigas com biologia e comportamento bem diferentes, como as pertencentes ao gênero *Atta* já foram associadas ao nome tucandeira (ver HADDAD Jr. et al., 2005 e BOTELHO; WEIGEL, 2011).

As tucandeiras são conhecidas por aplicar ferroadas extremamente dolorosas. Os principais sintomas relatados, tanto em trabalhos científicos como em experiências pessoais, são febre, tremores, sudorese fria, náuseas, vômito e arritmia cardíaca, (HADDAD Jr. et al., 1996, HADDAD Jr., 2001). A dor, no entanto, é o principal sintoma da picada, sendo extremamente violenta e capaz de permanecer por períodos de até 24 horas (HADDAD Jr. et al., 1996).

O veneno de *P. clavata* é classificado como neurotóxico (HERMANN et al., 1984, MORGAN, 1996, HADDAD Jr. et al., 1996, HADDAD Jr. 2001) atuando diretamente no sistema nervoso central dos insetos, bloqueando a transmissão de sinapses (HERMANN et al., 1984). Trata-se de uma mistura proteica complexa, onde um pequeno neuropeptídeo chamado poneratoxina (potx) afeta os canais de sódio (Na) e tem uso potencial para aplicação em inseticidas biológicos (BLUM; HERMANN, 1978, DUVAL, 1992, PIEK et al., 1991, SCHMIDT, 1990, SZOLAJSKA et al., 2004).

Referências

BARONI URBANI, C. The identity of the Dominican *Paraponera* (Amber Collection Stuttgart: Hymenoptera, Formicidae. V: Ponerinae, partim). **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie B (Geologie und Paläontologie).** v. 197, p. 1-9, 1994.

BAADER, A. P. The significance of visual landmarks for navigation of the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux**, v. 450, p. 435–450, 1996.

BELK, M. C.; BLACK, H.L; JORGENSON, C.D.; HUBBELL, S.P.; FOSTER, R.B. Nest tree selectivity by the tropical ant, *Paraponera clavata*. **Biotropica**, v. 21, p. 173-177, 1989.

BENNETT, B.; BREED, M. D. On the association between *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae) and *Paraponera clavata* (Hym: Formicidae) colonies. **Biotropica**, v. 17, p. 253-255, 1985.

BLUM, M.S.; HERMANN, H.R. Venoms and venom apparatus of the Formicidae: Mymerciinae, Ponerinae, Dorylinae, Pseudomymercinae, Mymercinae and Formicinae. In: BETTINI, S., ed. **Arthopod venoms**. New York, Springer Verlag, p. 843, 1978.

BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute,** v. 71, p. 1–370, 2003.

BOTELHO, J. B.; WEIGEL, V. A. C. M. Comunidade sateré-mawé Y'Apyrehyt: ritual e saúde na periferia urbana de Manaus. **História, Ciências, Saúde – Manguinhos, Rio de Janeiro**, v. 18, p.723-744, 2011.

BRADY, S. G.; SCHULTZ, T. R.; FISHER, B. L.; WARD, P. S. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America**, v. 103, p. 18172–18177, 2006.

BREED, M.D.; BENNETT, B. Mass recruitment to nectar sources in *Paraponera clavata*: A field study. **Insectes Sociaux**. v. 32, p. 198-208, 1985.

BREED, M. D.; HARRISON, J. Arboreal nesting in the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of the Kansas Entomological Society.** v. 62, p. 133-135, 1989.

BREED, M.D.; STILLER, T.M.; FEWELL, J.H.; HARRISON, J.M. Intercolonial interactions and nestmate discrimination in the giant tropical ant *Paraponera clavata*. **Biotropica**, v. 23, p. 301-306, 1991.

BROWN, W. L., JR. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. **Insectes Sociaux**, v. 1, p. 21–31, 1954.

BROWN, W. L., JR. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard University**, v. 118, p. 173–362, 1958.

CROZIER, R. H. Charting uncertainty about ant origins. **Proceedings of the National Academy of Sciences (USA),** v. 103, p. 18029–18030, 2006.

DAVIDSON, D. W. Ecological stoichiometry of ants in a New World rain forest. **Oecologia**, v. 142, p. 221–31, 2005.

DUVAL, A.; MALÉCOT, C.O.; PELHATE, M.; PIEK, T. Poneratoxin, a new toxin from an ant venom, reveals an interconversion between two gating modes of the Na channels in frog skeletal muscle fibres. **Pflügers Archiv**, v. 420, p. 239-247, 1992.

DYER, L. A. A quantification of predation rates, indirect positive effects on plants, and foraging variation of the giant tropical ant *Paraponera clavata*. **Journal of Insect Science**, v. 2, p. 1–7, 2002.

ELAHI, R. The effect of water on the ground nesting habits of the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. **Journal of Insect Science**, v. 5, n. 34, p. 34, 2005.

EMERY, C. Notes sur les sous-families des dorylines et ponerines. **Annales de la Société Entomologique Belge**, v. 45, p. 32-54, 1901.

FABRICIUS J. C. Systema entomologiae, sistens insectorum classes, ordines, genera, species adiectis synonymis, locis, descriptionibus, observationibus. **Flensburgi et Lipsiae**: Korte, 832 pp, 1775.

FEWELL, J. H.; HARRISON, J. F.; STILLER, T. M.; BREED, M. D. Distance effects on resource profitability and recruitment in the giant tropical ant, Paraponera clavata. **Oecologia**, v. 92, p. 542–547, 1992.

HADDAD Jr., V. - Acidentes por formigas. In: **Manual de Diagnóstico e Tratamento de Acidentes por Animais Peçonhentos**. Brasília, Fundação Nacional da Saúde, 2001. p. 65-66.

HERMANN, H.R.; BLUM, M.S.; WHEELER, J.W. et al. - Comparative anatomy and chemistry of the venom apparatus and mandibular glands in *Dinoponera grandis* (Guérin) and *Paraponera clavata* (F.) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 77, p. 272-279, 1984.

HADDAD Jr., V.; CARDOSO, J.L.C.; MORAES, R. H. P. Description of an injury in a human caused by a false tocandira (*Dinoponera gigantea*, perty, 1833) with a revision on folkloric, pharmacological and clinical aspects of the giant ants of the genera *Paraponera* and *Dinoponera* (sub-family Ponerinae) **Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo**, v. 47, p. 235-238, 1996.

HERMANN, H. R. Crepuscular and nocturnal activities of *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Entomological News**, v. 86, p. 94-98, 1975.

HOLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. Host Tree Selection by the Neotropical Ant *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). **Biotropica**, v. 22 n. 2, p. 213–214, 1990.

KELLER, R. A. Cladistics of the Ectatommini (Hymenoptera: Formicidae): A reappraisal. **Insect Systematics and Evolution**, v. 31, p. 59–69, 2000.

KELLER, R. A. A phylogenetic analysis of ant morphology (Hymenoptera: Formicidae) with special reference to the poneromorph subfamilies. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 355, p. 1-90, 2011.

LATTKE, J. E. Phylogenetic relationships and classification of Ectatommine ants (Hymenoptera, Formicidae). **Entomologica Scandinavia**, v. 25, p. 105–119, 1994.

MCCLUSKEY, E. S.; BROWN, W. L. Rhythms and other biology of the giant tropical ant *Paraponera clavata*. **Psyche**, v. 79, p. 335-347, 1972.

MOREAU, C. S.; BELL, C. D.; VILA, R.; ARCHIBALD, B.; PIERCE, N. E. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. **Science,** v. 312, p. 101–104, 2006.

MOREAU, C. S.; BELL, C. D. Testing the museum versus cradle tropical biological diversity hypothesis: phylogeny, diversification, and ancestral biogeographic range evolution of ants. **Evolution**, v. 67, n. 8, p. 2240-2257, 2013.

MORGAN, R.C. - Quest for the giant tropical bullet ant, *Paraponera clavata*. In: **Invertebrates in captivity conference**, Tucson, Sonora Arthropod Studies Institute, 1996. Proceedings. p. 13-20.

MURPHY, C. M.,; BREED, M. D. A predictive distribution map for the giant tropical ant, Paraponera clavata. **Journal of Insect Science**, v. 7, n. 8, 2007.

OUELLETTE, G. D.; FISHER, B. L.; GIRMAN, D. J. Molecular systematics of basal subfamilies of ants using 28S rRNA (Hymenoptera: Formicidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution,** v. 40, p. 359–369, 2006.

PEREZ, R.; CONDITT, R.; LOA, S. Distribution, mortality and association with plants of *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae) nests in Barro Colorado Island, Panama. **Revista de Biologia Tropical**, v. 47, p. 697-709, 1999.

PIEK, T.; HUE, B.; MANTEL, P.; NAKAJIMA, T.; SCHMIDT, J.O. – Pharmacological characterization and chemical fractionation of the venom of the ponerine ant, *Paraponera clavata* (F.). **Comparative Biochemistry and Physiology - Part C: Toxicology; Pharmacology**, v. 99, 481-486, 1991.

RABELING, C.; BROWN, J. M.; VERHAAGH, M. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. **Proceedings of the California Academy of Sciences of the United States of America,** v. 105, p. 14913–14917, 2008.

SCHMIDT, C. Molecular plylogenetics of ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Zootaxa**, v. 3647, n. 2, p. 201-250, 2013.

SCHMIDT, J.O. - Hymenopteran venoms: striving toward the ultimate defense against vertebrates. In: EVANS, D.L.; SCHMIDT, J.O., ed. **Insect defenses, adaptive mechanisms and strategies of prey and predators**. Albany, State University of New York Press, 1990. p. 387-419.

SMITH, FR. Catalogue of hymenopterous insects in the collection of the British Museum. Part VI. Formicidae. London: **British Museum**, 216 pp, 1858.

SZOLAJSKA, E.; POZNANSKI, J.; FERBER, M.L.; MICHALIK, J.; GOUT, E.; FENDER, P.; BAILLY, I.; DUBLET, B.; CHROBOCZEK, J. - Poneratoxin, a neurotoxin from ant venom. Structure and expression in insect cells and construction of a bioinsecticide. **European Journal of Biochemistry**, **v.** 271, p. 2127-2136, 2004.

THURBER, D.K., BELK, M.C., BLACK, H.L., JORGENSEN, C.D., HUBBELL, S.P., FOSTER, R.B. Dispersion and mortality of colonies of the tropical ant *Paraponera clavata*. **Biotropica**, v. 25, p. 215-221, 1993.

YOUNG, A.M. Notes on the foraging of the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Formicidae: Ponerinae) on two plants in tropical wet forest. **Journal of the Georgia Entomological Society,** v. 12, p. 41-51, 1977.

YOUNG, A. M.,; HERMANN, H. R. Notes on Foraging of the Giant Tropical Ant *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 53, n. 1, p. 35–55, 1980.

WILSON, E. O. **The Insect Societies**. Harvard University Press. 1971. 562p.

WILSON, E. O. Ants of Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae) 4. A giant ponerine in the genus *Paraponera*. **Israel Journal of Entomology,** v. 19, p. 197- 200, 1985.

6

Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia de Ponerinae do Brasil

John E. Lattke

Resumo

A subfamília Ponerinae tem historicamente recebido muita atenção por sua condição de “caçadoras primitivas”, sua morfologia e biologia. O fato de habitarem principalmente florestas úmidas tropicais as converteu em um ícone de biodiversidade tropical para os estudiosos de formigas, especialmente por conta de nosso desconhecimento a respeito deste tema. Estes estudos têm permitido esclarecer muito a respeito de outras formigas, embora também nos tenha feito conscientes do quanto ainda há por fazer.

Entre as subfamílias de formigas, as poneríneas ocupam o quarto lugar em riqueza, com cerca de 1.195 espécies em 47 gêneros, com uma distribuição cosmopolita, mas principalmente tropical. A maioria das espécies foi descrita para a Região Indo-Malaia, seguida pela África e com o Neotrópico em terceiro lugar. Esta mesma ordem também se mantém tanto para o número de gêneros como para o número de espécies endêmicas em cada região. Um destes gêneros, *Platythyrea*, representa o único gênero dentro da tribo Platythyreini, enquanto todos os demais gêneros são parte da tribo Ponerini. No Brasil, a subfamília conta com 15 gêneros e mais de 130 espécies, o que representa mais de 80% da diversidade genérica e 40% diversidade específica conhecida para a América Tropical. Os gêneros *Anochetus*, *Hypoponera*, *Leptogenys* e *Odontomachus* englobam mais de dois terços da riqueza específica da subfamília.

Inferências fundamentadas em dados moleculares sobre a cronologia das divergências apontam o surgimento das primeiras poneríneas durante o Cretáceo Superior com um evento posterior de diversificação importante próximo ao final do Cretáceo. A diversificação continuou durante o Cenozoico, caracterizando-se por radiações de riqueza em nível regional e intercâmbios faunísticos frequentes entre as grandes regiões biogeográficas. Filogeneticamente, além de vários grupos “basais”, se reconhecem dois grandes clados dentro das formigas: o clado poneroide e o clado formicoide, este último muito mais rico em espécies que os poneroideos.

Estas formigas podem ser reconhecidas observando-se as margens laterais dos lobos frontais que, em vista frontal, formam semicírculos curtos ou triângulos rombudos que convergem fortemente posteriormente. No mesossoma,

LATTKE, John E. Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia de Ponerinae do Brasil. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 55-73.

a sutura promesonotal é flexível, o gáster forma uma estrutura contínua a partir do segmento abdominal III e usualmente há uma constrição entre os segmentos abdominais III e IV. Os espiráculos dos segmentos abdominais V-VII não são visíveis sem que o gáster esteja distendido, já que cada um está coberto pela margem posterior do tergo anterior. O ferrão é bem desenvolvido e funcional.

As operárias são parecidas entre si, não existe uma casta de soldados como em outras formigas, também há pouca diferenciação entre as operárias e a rainha, e a presença de reprodutoras com forma de operárias (ergatoides) ou mesmo operárias reprodutoras (gamergates) é comum. As colônias são relativamente pequenas comparadas a outras formigas e os ninhos são pouco elaborados, usualmente localizados na serapilheira, madeira em decomposição, sob raízes ou coberturas de vegetação, sob rochas e árvores.

As Ponerinae são predadoras, usualmente caçando solitariamente, mas algumas desenvolveram forrageamento em grupo, de forma semelhante às formigas de correição. São encontradas predadoras generalistas, embora muitas possuam um elevado grau de especialização com respeito à presa; característica visível particularmente na morfologia mandibular. De fato, as rainhas, ao fundar um ninho, devem sair para caçar de forma a poder alimentar as primeiras larvas, as quais devem ser posicionadas diretamente sobre a presa.

Abstract

State of the art of the taxonomy and phylogeny of the subfamily Ponerinae - Ants of the subfamily Ponerinae have long received attention due to their role as “primitive predators”, as well as their morphology and biology, which is considered simple and basal. Amongst students of ants, they have become an icon of tropical biodiversity due to their preference for tropical rain forests and also because relatively little is known about them. The ensuing studies have shed much light, when compared with other ants, but they have also have made us aware that there is still much to do.

Amongst the ant subfamilies, ponerines occupy fourth place in terms of richness, with some 1195 species placed in 47 genera; they are cosmopolitanly distributed but mostly tropical. Most species have been described from the Indomalaysian Region, followed by Africa, with the Neotropics in third place. This same order is also maintained for the number of genera as well as the amount of endemic species for each region. One of these genera, *Platythyrea*, is the only genus in the Tribe Platythyreini, whilst all the other genera form part of the Tribe Ponerini. In Brazil 15 genera and over 130 species can be found, a diversity that represents more than 80% of the genera and 40% of the species of the American Tropics. More than two-thirds of the species richness in this subfamily is found amongst four genera: *Anochetus*, *Hypoponera*, *Leptogenys*, and *Odontomachus*.

Inferences about the order of lineage divergences, supported by molecular data, point to the Late Cretaceous as the time for the first ants, with an important burst of diversification close to the end of the Cretaceous. Diversification continued during the Cenozoic, with bouts of regional radiations and frequent faunal exchange between the major biogeographic regions. Besides several “basal” groups, most ants can be phylogenetically divided amongst two large clades: the poneroids and the formicoids, the latter group being by far more species-rich than the poneroids.

Ponerinae can be recognised by observing the shape of the frontal lobes which, in frontal view, form semicircles or blunt angles that strongly converge posteriorly. The mesosoma has a flexible promesonotal suture and the gaster forms a continuous structure after abdominal segment III, frequently with a constriction between abdominal segments III and IV. The spiracles on abdominal segments V-VII are not visible if the gaster is not extended, as each one is covered by the posterior

margin of the preceding tergite. The sting is well-developed and functional.

Workers appear quite similar to each other since there is no soldier caste as in many other ants and there is little morphological difference between workers and the queen. It is not uncommon for reproductives to closely resemble workers (ergatoids), and in some instances workers themselves may take take on this role (gamergates). Colonies are usually modest in size relative to other ants and are rather simple, usually established within the leaf litter, decomposing wood, under roots or under mats of vegetation on rocks or wood.

These ants are predators, usually hunting alone but some have evolved mass group foraging similar to army ants. They can range from generalist predators to exquisitely specialized predators with modifications usually affecting their mandibular morphology. Even nest founding queens must venture forth to hunt if they are to feed their first larvae, which must be positioned directly upon the prey so they may consume it.

Introdução

As formigas podem dividir-se em dois grandes grupos, o clado formicoide e o clado poneroide. O primeiro é o mais diverso, com aproximadamente 90% da riqueza da família, e nos 10% restantes está a subfamília Ponerinae, a terceira mais diversa de Formicidae. Sua história evolutiva remonta desde o Cretáceo Superior, sofrendo uma diversificação significativa próximo ao limite K-T, e divergências contínuas durante o Cenozoico (SCHMIDT, 2013). Entre as poneroides, a subfamília Ponerinae é a mais diversa, com aproximadamente 1.200 espécies divididas entre 47 gêneros (BOLTON, 2014), dos quais 18 gêneros e mais de 330 espécies são conhecidos para o trópico americano e pelo menos 15 gêneros e mais de 130 espécies estão registrados para o Brasil. Os seguintes gêneros englobam quase 70% das espécies conhecidas: *Anochetus*, *Hypoponera*, *Leptogenys* e *Odontomachus*.

Estas formigas são principalmente tropicais com preferência por florestas e podem variar em tamanho desde muito pequenas até as maiores formigas viventes. As poneríneas são predadoras que podem variar desde amplamente generalistas até especialistas extremas, o que implica em uma função reguladora das populações de muitos outros grupos de artrópodes e na possibilidade de atuar como indicadores da diversidade dos mesmos. As poneríneas se destacam por, simultaneamente, apresentar uma organização social relativamente simples e generalizada, com um repertório muito diverso de caracteres morfológicos, ecológicos e etológicos derivados. Isto faz destas formigas uma fonte valiosa de oportunidades para o estudo da evolução de caracteres considerados críticos para o êxito de outras linhagens de formigas como as formicíneas e mirmicíneas (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014).

A classificação atual é obra de SCHMIDT; SHATTUCK (2014). A subfamília se divide em duas tribos, Platythyreini e Ponerini, esta última, por sua vez, é dividida em seis grupos informais de espécies. Destes grupos, o grupo *Pachycondyla* é exclusivamente Neotropical e o grupo *Harpegnathos* é paleotropical; os grupos *Ponera* e *Plectroctena* são majoritariamente paleotropicais, exceto por alguns gêneros; o grupo *Odontomachus* tem mais espécies paleotropicais, mas também uma quantidade considerável de espécies neotropicais. Por último, a diversidade de espécies tanto em *Hypoponera* como em *Platythyrea* está dividida de forma mais ou menos equitativa entre o Paleo e o Neotrópico.

Esta subfamília tem chamado a atenção de muitos pesquisadores há muito tempo e por isso conta com muitos recursos para os iniciantes em seu estudo. Contudo, o interessado rapidamente se dará conta que ainda existe um universo de desconhecimento esperando para ser desvendado. Como primeiro recurso temos os trabalhos de Schmidt (2013) e Schmidt; Shattuck (2014), os quais proporcionam fundações filogenéticas e informações de valor incalculável para quem se inicia no estudo destas formigas. O segundo trabalho mencionado, em particular, é uma rica fonte

de informação biológica para cada um dos gêneros da subfamília e sem dúvida facilitou muito a redação do presente capítulo. Outra obra de cobertura ampla é Jiménez et al. (2008), a qual também oferece muita informação relevante ao estudo das poneríneas brasileiras. Apesar de se concentrar na fauna da Colômbia, as chaves para as espécies dos diferentes gêneros de poneríneas cobrem toda a fauna neotropical. Algumas revisões recentes também oferecem apoio para elucidar a identidade das espécies deste grupo, especialmente em alguns dos gêneros mais ricos, e estas serão citadas ao considerarmos cada um dos gêneros nos parágrafos seguintes.

Subfamília Ponerinae

Diagnose. O esclerito antenal basal (tórulo) está fundido ao lóbulo frontal e as margens laterais dos lóbulos frontais, em vista frontal, formam semicírculos curtos ou triângulos rombudos que convergem fortemente posteriormente; a antena tem 12 segmentos nas fêmeas e 13 nos machos. No mesossoma a sutura promesonotal é flexível, o orifício da glândula metapleural carece de uma franja ou lóbulo dorsal e a parte posterior do mesossoma apresenta lóbulos propodeais. O segundo segmento abdominal (pecíolo) está unido ao terceiro por uma constrição delgada. Tergo e esterno do segmento abdominal II não estão fundidos, mas os dos segmentos III e IV sim. O gáster forma uma estrutura contínua a partir do segmento abdominal III e usualmente há uma constrição entre os segmentos abdominais III e IV. Os espiráculos dos segmentos abdominais V-VII não são visíveis sem que o gáster esteja distendido, já que cada um está coberto pela margem posterior do tergo anterior. O ferrão é bem desenvolvido e funcional. Esta diagnose se fundamenta na proposta de Bolton (2003).

Gêneros Representados no Brasil

***Anochetus* Mayr**
Fig. 6.1

Diagnose. A cabeça é alongada a sub-retangular, com as mandíbulas retas, estreitas e paralelas quando fechadas; a parte póstero-dorsal da cabeça apresenta uma carena transversal fina e arqueada (carena nucal); a superfície dorsal cefálica carece de sulcos amplos e rasos (as chamadas apófises). Frequentemente apresentam dentes propodeais discretos e o pecíolo geralmente apresenta o ápice bidentado. Consulte a diagnose de *Odontomachus*, muito semelhante, para diferenciá-lo de *Anochetus*.

Diversidade. São conhecidas 114 espécies na fauna mundial (BOLTON, 2014), das quais 26 são reportadas para a América Tropical e aproximadamente 10 espécies são registradas no Brasil (FERNÁNDEZ; SENDOYA, 2004). O número exato depende da identidade de algumas espécies problemáticas do grupo *inermis* e do complexo *mayri*; contudo, esta não deixa de ser uma aproximação

FIGURA 6.1 – Exemplar do *Anochetus horridus* Kempf, operária. (a) cabeça em vista frontal e (b) corpo em vista lateral. Foto: Will Ericson (Antweb, CASENT0260495).

preliminar dado o estado de conhecimento atual. A identificação em nível específico depende da revisão de Brown (1978), complementada por uma chave atualizada por Zabala (FERNANDEZ, 2008). A espécie de maior tamanho do gênero, *Anochetus hohenbergiae* Feitosa; Delabie, foi recentemente descrita para o Brasil (FEITOSA et al., 2012).

Distribuição. O grupo está presente por toda a geografia nacional, em especial nas áreas de floresta.

Biologia. De maneira similar às formigas do gênero *Odontomachus*, a predação é por emboscada, com as mandíbulas de fechamento rápido abertas em 180°, as quais impactam a presa ao contato com pelos que servem de gatilho, ligados às peças bucais. Sabe-se pouco sobre as preferências alimentares destas formigas. Os ninhos são feitos na serapilheira, madeira em decomposição, sob troncos caídos, pedras e folhas acumuladas em galhos de árvores e epífitas. Existem espécies diminutas presentes em amostras de serapilheira e solo. Reprodutoras ergatoides aparentemente são comuns e algumas espécies possuem tanto rainhas normais como ergatoides (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Comparado ao seu grupo-irmão, *Odontomachus*, sabe-se muito pouco sobre a biologia deste gênero.

Perspectivas. Atualmente a pesquisadora Itanna Oliveira Fernandes está revisando a fauna mundial deste grupo como parte de seus estudos de doutorado. Existem dúvidas se o gênero pode ser considerado diferente de *Odontomachus* e parte das pesquisas da Ma Fernandes tentará esclarecer a situação.

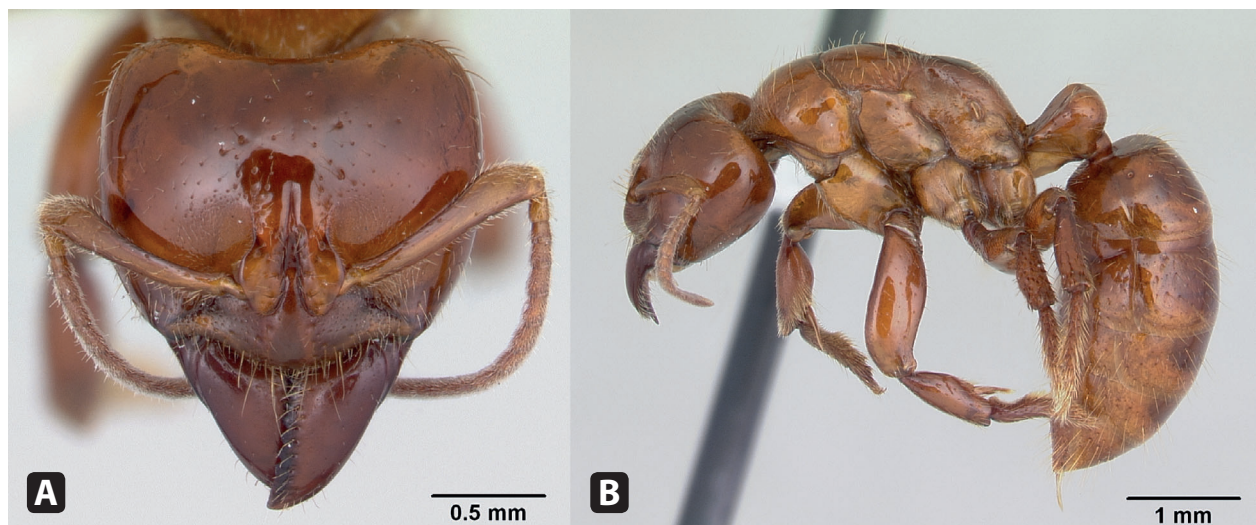
***Centromyrmex* Mayr**
Fig. 6.2

Diagnose. Cutícula muito lisa e brilhante e de coloração âmbar a ferruginosa, sem pelos e sem vestígios de olhos; tem o escapo achatado. As meso e metatíbia apresentam pelos espiniformes curtos e grossos na face exterior; sutura metanotal obsoleta. Pecíolo unido ao pós-pecíolo próximo à metade da altura deste último em vista lateral.

Diversidade. Existem umas 15 espécies em nível mundial (BOLTON, 2014), das quais três são conhecidas para o trópico americano, todas elas presentes no Brasil. A identificação pode ser feita com a revisão de Kempf (1967) ou a chave de Fernández (2008).

Distribuição. Está presente em quase todo o país, com a possível exceção dos estados mais ao Sul.

Biologia. A relativa despigmentação, carência de olhos, cutícula polida e a presença de espinhos na meso e metatíbias são caracteres típicos de formigas com hábitos hipogeicos (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Os ninhos são encontrados no solo, serapilheira, madeira em decomposição e

FIGURA 6.2 – Exemplar do *Centromyrmex alfaroi* Emery, operária. (a) cabeça em vista frontal e (b) corpo em vista lateral. Foto: April Nobile (Antweb, CASENT0178340).

próximo ou dentro de ninhos de cupins. Os cupins são a presa obrigatória destas formigas e uma boa maneira de se coletar formigas deste grupo é buscando em cupinzeiros. De fato, pode haver mais de uma espécie de *Centromyrmex* presente em um mesmo cupinzeiro (DELABIE, 1995).

Perspectivas. Comparado a outras poneríneas é pouco o que se sabe de sua história natural. Não estão entre as formigas mais coletadas e, por isso, desconhecemos seus padrões de distribuição no país.

***Cryptopone* Emery**
Fig. 6.3

Diagnose. Os olhos estão muito reduzidos ou ausentes e os escapos são achatados; as mandíbulas usualmente têm uma fosseta latero-basal. As mesotíbias apresentam pelos de tração, os quais são grossos e curtos. A junção entre pecíolo e pós-pecíolo situa-se na porção ventral da face anterior do pós-pecíolo e a cutícula não é brilhante (como em *Centromyrmex*).

Diversidade. São conhecidas aproximadamente 25 espécies e subespécies para este grupo, a maioria da Ásia. As espécies podem ser identificadas com o trabalho de Mackay; Mackay (2010).

Distribuição. Quatro espécies são reportadas para a América Tropical das quais três (*C. guianensis*, *C. holmgreni* e *C. mirabilis*) são registradas para o Brasil; contudo, os registros são muito esporádicos e isolados, implicando em grandes lacunas no conhecimento de sua distribuição nacional.

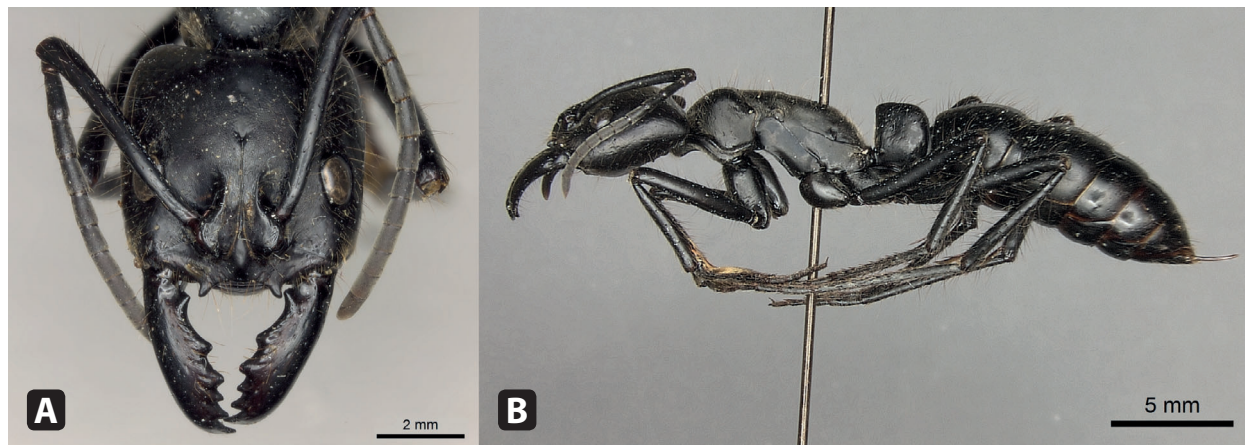
Biologia. A maioria da informação sobre este gênero está associada a *C. gilva*, espécie encontrada no sul e sudeste dos EUA. Para todas as demais espécies, a informação compilada provém de observações isoladas. A morfologia destas formigas sugere hábitos principalmente subterrâneos e os habitats da maioria dos eventos de coleta corroboram este fato: serapilheira, solo, madeira em decomposição e cupinzeiros. As espécies conhecidas para o país foram coletadas principalmente em habitats de floresta densa.

Perspectivas. É necessário melhorar o conhecimento sobre a distribuição das espécies no país e conhecer a biologia do grupo no Trópico Americano.

***Dinoponera* Roger**
Fig. 6.4

Diagnose. Entre as maiores formigas do mundo se encontram as deste gênero, com um comprimento corporal maior que 2,5 cm. Apenas com base no tamanho são facilmente distinguíveis de todas as demais formigas. Adicionalmente, têm dois dentes triangulares projetados de cada lado da margem anterior do clípeo e fileiras de setas grossas nas laterais do pigídio e do hipopígio.

FIGURA 6.3 – Exemplar do *Cryptopone guianensis* (Weber), operária. (a) cabeça em vista frontal e (b) corpo em vista lateral. Foto: Ryan Perry (Antweb, CASENT0249146).

FIGURA 6.4 – Exemplar do *Dinoponera quadriceps* Kempf, operária. (a) cabeça em vista frontal e (b) corpo em vista lateral. Foto: Shannon Hartmann (Antweb, CASENT0217519).

Diversidade. São conhecidas oito espécies e duas subespécies deste gênero exclusivamente sul-americano. Todas as espécies estão presentes no Brasil (LENHART et al., 2013).

Distribuição. O gênero está distribuído por todo o país, com representantes em ambientes de floresta e savanas.

Biologia. As espécies nidificam no solo, em colônias que podem variar de menos de 10 indivíduos até 200 ou mais operárias. A densidade de ninhos em uma localidade pode chegar a 180 por hectare, implicando em um peso úmido de aproximadamente 2,5 kg/ha, com indícios de forte territorialidade entre as colônias (TILLBERG et al., 2014). A reprodução é por meio de operárias férteis (gamergates) e a competição para o posto de fêmea alfa do ninho é intensa. Uma revisão taxonômica do gênero com um resumo sobre sua biologia foi recentemente publicada por Lenhart et al. (2013).

Perspectivas. Apesar do grande tamanho destas formigas, a revisão recentemente conduzida foi bem sucedida em descobrir novas espécies. Coletas no futuro devem definir melhor o intervalo de distribuição de cada espécie e outros estudos deverão permitir uma melhor compreensão de sua biologia.

***Hypoponera* Santschi**
Fig. 6.5

Diagnose. Usualmente quando encontramos uma ponerínea de tamanho reduzido e aspecto generalizado pode-se imediatamente suspeitar que se trate de uma *Hypoponera*. A mandíbula é triangular com uma série de dentículos e sem a presença de fossetas ou sulcos em sua base; os olhos tendem a ser pequenos e situados na parte ântero-lateral da cabeça, em alguns casos podem estar ausentes. O mesossoma apresenta uma sutura metanotal rasa, a metatíbia é provida de um único esporão em seu ápice e não há setas robustas sobre as mesotíbias nem sobre os tarsos médios ou posteriores. O nódulo peciolar não é volumoso e sim relativamente plano ântero-posteriormente, com seu processo ventral arredondado, sem dentes ou mancha translúcida.

Diversidade. Mundialmente o gênero conta com quase 150 espécies (BOLTON, 2014), das quais cerca de 52 são conhecidas para a América e pelo menos umas 20 estão presentes no Brasil (FERNÁNDEZ; SENDOYA, 2004).

Distribuição. Está presente em todos os continentes, inclusive em regiões temperadas, com a exceção da Antártida. Várias espécies foram introduzidas por todo o mundo através das atividades humanas, como *H. punctatissima*, a ponerínea com a maior distribuição conhecida, também presente no Brasil (DELABIE; BLARD, 2002), que, contudo, pode se tratar de *H. ergatandria* segundo Seifert (2013). Estas formigas podem ser encontradas principalmente em florestas, onde estão entre as formigas mais comuns tanto na serapilheira como no solo, mas também estão presentes em locais perturbados.

Biologia. Estas formigas são majoritariamente predadoras generalistas até onde se sabe e os ninhos podem ser encontrados na serapilheira, solo,

FIGURA 6.5 – Exemplar do *Hypoponera distinguenda* (Emery), operária. (a) cabeça em vista frontal e (b) corpo em vista lateral. Foto: April Nobile (Antweb, CASENT0173712).

madeira em decomposição sobre o solo e sob rochas. A vida reprodutiva de algumas espécies é fascinante e variada com a presença de diferentes variedades aladas e intermórficas, tanto de rainhas quanto de machos (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Algumas espécies possuem machos ergatoides, os quais lutam e se matam entre si para copular com as fêmeas.

Perspectivas. Dado o tamanho reduzido da maioria das espécies e seus hábitos crípticos, é pouco o que sabemos do gênero. A variação morfológica de algumas das espécies faz de sua taxonomia um desafio e quase torna obrigatório o uso de métodos moleculares. A ausência de uma revisão formal para a fauna americana implica que a taxonomia alfa é um mistério para a maioria das espécies e uma prova incontestável é a quantidade de estudos faunísticos nos quais a maioria das espécies de *Hypoponera* não passa de "sp. 1" até "sp. n". Felizmente existe uma revisão potencial da fauna americana, mas ainda em formato de tese, feita por S. Dash, em 2011, sob a orientação do Dr. William Mackay, mas lamentavelmente ainda não foi submetida a uma revisão por pares e publicada formalmente. Vale destacar que na tese mencionada não foram consultados exemplares de nenhuma coleção brasileira, o que sugere que falta muito trabalho a ser feito quanto à taxonomia e distribuição das espécies, sem mencionar sua biologia.

***Leptogenys* Roger**
Fig. 6.6

Diagnose. A forma cefálica varia desde alongada até mais larga do que longa em vista frontal; olho composto usualmente situado anterior à metade da cabeça, variando desde com poucos omatídeos até grande e semiesférico, ocupando um terço da margem lateral da cabeça. Mandíbulas triangulares a subtriangulares, frequentemente alongadas e com as margens interna e externa quase paralelas, incapazes de tocar o clípeo quando fechadas. Clípeo relativamente longo, com sua porção média projetando-se anteriormente como um lóbulo mais ou menos triangular, quase sempre com uma crista longitudinal que vai desde o ápice do clípeo até o nível dos lobos frontais. Espiráculo propodeal separado da margem declive por pelo menos três vezes seu diâmetro. Primeiro segmento pretarsal sem uma faixa de setas robustas do lado oposto ao esporão; garras tarsais pectinadas (pente às vezes reduzido em espécies pequenas); arólio ausente. Gáster usualmente liso e brilhante.

Diversidade. Trata-se do gênero mais diverso da subfamília, com mais de 300 espécies conhecidas mundialmente até agora (BOLTON, 2014). Nas Américas há pelo menos 81 espécies, das quais 19 se encontram no Brasil (LATTKE, 2011), incluindo *L. maxillosa*, espécie de origem africana introduzida pela atividade humana.

Distribuição. Representantes do gênero estão presentes por toda a geografia nacional; contudo, são poucos os exemplares em coleções e normalmente das mesmas espécies, o que implica em uma subestimação do intervalo de distribuição destas espécies. *Leptogenys maxillosa* está registrada para Pernambuco e São Paulo, ambas as localidades com forte atividade portuária e comercial,

FIGURA 6.6 – Exemplar do *Leptogenys unistimulosa* Roger, operária. (a) cabeça em vista frontal e (b) corpo em vista lateral. Foto: April Nobile (Antweb, CASENT0178818).

condições favoráveis para a propagação de espécies invasoras. Não há registros suficientes para discernir padrões com muita confiabilidade, exceto pelo reconhecimento de uma fauna amazônica composta por espécies como *L. amazonica*, *L. famelica*, *L. gaigei*, *L. guianensis*, *L. langi*, *L. linearis*, *L. nigricans* e *L. unistimulosa*. Há um grupo de espécies conhecido apenas da Mata Atlântica do Sudeste do país, com espécies como *L. australis*, *L. bohlsi*, *L. crudelis* e *L. vogeli*. Os habitats favoritos são florestas úmidas, embora algumas espécies tenham conseguido se estabelecer em matas secas.

Biologia. São predadoras com uma tendência à especialização, em particular em isópodes terrestres. O forrageamento é feito individualmente ou em pequenos grupos, mas não em massa como em algumas espécies paleotropicais do gênero. Os ninhos são feitos ao nível do solo, usualmente em madeira em decomposição, sob pedras e entre fissuras em rochas e troncos. Não há espécies arbóreas como em algumas outras poneríneas (*Neoponera* ou *Anochetus*). Os ninhos podem conter algumas centenas de operárias em alguns casos até poucas dezenas. A reprodução usualmente se dá por meio de rainhas ergatoides e em alguns casos com operárias férteis (gamergates). Em apenas três ou quatro espécies da América Tropical são conhecidas rainhas com a morfologia torácica típica e mesmo nestes casos são apenas rainhas sem asas. Não se conhece nenhum exemplar alado de *Leptogenys,* pelo menos na América. Seus hábitos noturnos e a surpreendente velocidade de muitas das espécies dificultam sua coleta, o que explica a relativa escassez de exemplares nas coleções nacionais em comparação com as demais poneríneas.

Perspectivas. Apesar de contar com uma revisão relativamente recente para a fauna americana (LATTKE, 2011), falta muito para se conhecer sobre este grupo de formigas. Existem muitas lacunas na distribuição das espécies conhecidas, por exemplo, *L. corniculans* só é conhecida por um único exemplar da Bahia e sem dúvida ainda faltam muitas espécies a serem descobertas, dada a distribuição relativamente restrita de muitas. Há uma filogenia preliminar para as espécies americanas, mas esta necessita de uma melhor resolução e complemento de dados moleculares.

Mayaponera Schmidt; Shattuck
Fig. 6.7

Diagnose. São formigas relativamente esbeltas com um comprimento aproximado de 5 mm, reconhecíveis pelo profundo sulco metanotal o mesonoto de forma convexa bem evidente, além de apresentarem o propódeo com uma superfície dorsal estreita e com um sulco longitudinal. Os espiráculos propodeais são redondos.

Diversidade. Apenas uma espécie conhecida, *Mayaponera constricta* (Mayr), a qual até recentemente era considerada uma *Pachycondyla*.

Distribuição. Presente em toda a geografia nacional, alcançando seus limites austrais no estado de São Paulo.

FIGURA 6.7 – Exemplar do *Mayaponera constricta* (Mayr), operária. (a) cabeça em vista frontal e (b) corpo em vista lateral. Foto: Ryan Perry (Antweb, CASENT0249137).

Biologia. Está presente em ambientes de floresta tanto naturais como perturbadas, mesmo as de uso agrícola, como cafezais e cacauais. Os ninhos estão ao nível do solo, em madeira decomposta ou sob pedras. Informações adicionais sobre sua biologia podem ser consultadas em Schmidt; Shattuck (2014) ou Mackay; Mackay (2010).

***Neoponera* Emery**
Fig. 6.8

Diagnose. Olhos relativamente grandes, convexos e situados na parte média da cabeça; com frequência apresentam uma carena entre a borda anterior dos olhos e o clípeo (carena pré-ocular). Orifício da glândula metapleural com uma borda saliente em forma de "U" invertido e com um sulco em sua porção ventral. Garras tarsais com um arólio. Entre os segmentos abdominais III e IV pode-se observar um estridulito na forma de uma franja longitudinal estreita sobre o dorso que reflete a luz; o último tergito abdominal não apresenta uma fileira de setas robustas em cada lado do ferrão.

Diversidade. Este gênero exclusivamente neotropical contém 57 espécies (BOLTON, 2014), das quais pelo menos 35 estão presentes no Brasil. Previamente estas formigas eram consideradas como *Pachycondyla*. As espécies brasileiras podem ser identificadas com o trabalho de Mackay; Mackay (2010).

Distribuição. Espécies representantes do gênero podem ser encontradas em todo o país. De fato, algumas espécies, como *Neoponera villosa*, têm uma distribuição que cobre todo o território nacional e chegam até o sul do Texas ao norte e até norte da Argentina ao sul de sua distribuição. Os habitats preferidos são florestas, ao nível do solo ou em árvores.

Biologia. As espécies deste gênero são predadoras, algumas das quais forrageiam sobre o solo, com uma grande parte apresentando hábitos arbóreos, com ninhos em galhos ocos, serapilheira suspensa e em epífitas. Há um grupo de espécies que realiza seu forrageamento em colunas, ao estilo das dorilíneas, embora seus ninhos sejam perenes. Algumas espécies apresentam ninhos poligínicos, como também supressão da reprodução das operárias por parte das rainhas, além de hierarquias de dominância (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Há pelo menos um caso documentado de deslocamento de caracteres que implica no estridulito, no qual espécies aparentadas desenvolvem morfologias e senhas acústicas diferentes quando em simpatria, mas não quando estão em alopatria (FERREIRA et al., 2010).

Perspectivas. A biologia destas espécies é bem diversa, mas apenas algumas espécies do grupo *apicalis* foram estudadas detalhadamente. A descoberta de um complexo de espécies crípticas no grupo sugere que a taxonomia das espécies conhecidas pode ser refinada (FERNANDES et al., 2014). Espera-se que uma intensificação de coletas permita a descoberta de espécies adicionais e uma melhora na resolução dos intervalos de distribuição.

FIGURA 6.8 – Exemplar do *Neoponera verenae* Forel, operária. (a) cabeça em vista frontal e (b) corpo em vista lateral. Foto: April Nobile (Antweb, CASENT0178187).

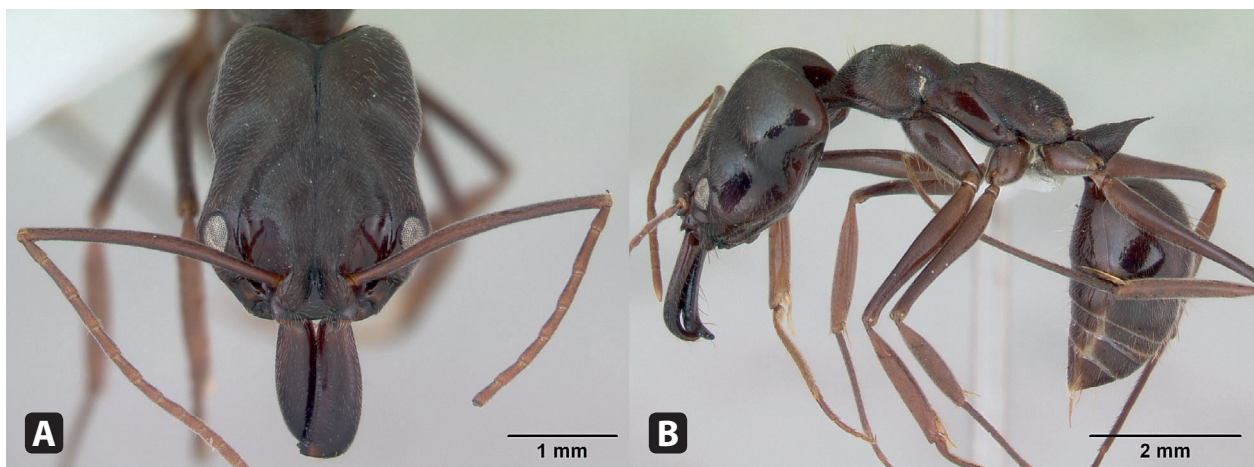
Odontomachus **Latreille**
Fig. 6.9

Diagnose. A cabeça é alongada a sub-retangular, com as mandíbulas retas, estreitas e paralelas quando fechadas; a parte póstero-dorsal da cabeça apresenta uma carena fina em forma de "V" que adentra na superfície dorsal cefálica, que por sua vez possui sulcos amplos e rasos (apófises). O propódeo não possui dentes, como é usual em *Anochetus* e o pecíolo apresenta um dente no ápice. Segmentos abdominais III e IV não são separados pela constrição típica das poneríneas. Consulte a diagnose do gênero *Anochetus*, muito próximo, para diferenciá-lo de *Odontomachus*.

Diversidade. O gênero conta com 67 espécies em todo o mundo (BOLTON, 2014), das quais 26 são da América e pelo menos 15 se encontram no Brasil (FERNÁNDEZ; SENDOYA, 2004). As espécies podem ser identificadas com a revisão de BROWN (1976). A chave ilustrada de J. Rodriguez, em Fernández (2008), também é útil já que se baseia na chave de Brown, mas é mais fácil de usar.

Distribuição. Representantes do gênero podem ser encontrados em todo o Brasil, incluindo o extremo sul, já que o gênero chega à Argentina.

Biologia. As espécies tendem a preferir áreas de floresta, onde nidificam sobre o solo, sob

FIGURA 6.9 – Exemplar do *Odontomachus bauri* Emery, operária. (a) cabeça em vista frontal e (b) corpo em vista lateral. Foto: April Nobile (Antweb, CASENT0173535).

troncos em decomposição e serapilheira, enquanto outras são arbóreas. Algumas espécies estão adaptadas a habitats perturbados e podem ser encontradas em jardins e praças de zonas urbanas, como ocorre com *O. bauri*. São principalmente predadoras, mas podem explorar secreções em nectários e frutas. A morfologia mandibular deste gênero, assim como a de *Anochetus,* é altamente especializada e estudos indicam que o fechamento das mandíbulas nestes gêneros é um dos reflexos mais rápidos conhecidos no reino animal. A força cinética do golpe é capaz de matar ou ferir substancialmente sua presa. Uma extensa informação sobre a biologia destas formigas se encontra em Schmidt; Shattuck (2014) e Fernández (2008).

Perspectivas. São conhecidas várias espécies não descritas em coleções mirmecológicas e também é necessária uma melhor resolução dos padrões de distribuição de várias espécies no país. Muito tempo se passou desde a revisão de Brown para que uma nova revisão do gênero seja oportuna. A identidade de *Odontomachus* como um gênero diferente de *Anochetus* é atualmente tema de estudo.

***Pachycondyla* Smith, F.**
Fig. 6.10

Diagnose. Mandíbula triangular; margem anterior do clípeo sem projeções em forma de dente ou lóbulo; olhos de tamanho médio, nem muito reduzidos e nem muito grandes e convexos. Mesossoma em vista lateral com o perfil dorsal relativamente contínuo, com a sutura metanotal estreita e rasa; espiráculo propodeal em forma de fenda; orifício da glândula metapleural com uma franja posterior em forma de "U" invertido; garras tarsais simples com um arólio discreto. Nódulo peciolar largo e sub-quadrado; estridulito ausente entre os tergos abdominais III e IV; último esterno abdominal apresenta uma fileira de setas robustas de cada lado do ferrão.

Diversidade. Bolton (2014) reconhece 25 espécies para o gênero, mas Schmidt; Shattuck (2014) reconhecem 11 espécies, além de seis adicionais ainda de posição incerta no gênero. No Brasil existem pelo menos oito espécies (MACKAY; MACKAY, 2010).

Distribuição. A distribuição do gênero depende de quais espécies são consideradas. O grupo é exclusivamente americano, sendo encontrado do sul dos EUA até o norte da Argentina, incluindo o Caribe, mas das seis espécies de posição ainda incerta, duas são neotropicais, três asiáticas e uma de Madagascar. Há 17 espécies fósseis descritas como *Pachycondyla*, a grande maioria da Europa. A espécie *P. harpax* é uma das poneríneas de maior distribuição, encontrada dos EUA ao norte da Argentina.

Biologia. São formigas predominantemente de áreas de floresta, com os ninhos feitos no solo. É pouca a informação biológica existente sobre estas

FIGURA 6.10 – Exemplar do *Pachycondyla impressa* (Roger), operária. (a) cabeça em vista frontal e (b) corpo em vista lateral. Foto: April Nobile (Antweb, CASENT0178689).

formigas, apesar do fato de existirem espécies com distribuição em dois continentes, América do Norte e América do Sul.

Perspectivas. Schmidt; Shattuck (2014) deixam claro que não existe uma apomorfia para sustentar a monofilia do grupo e também há várias espécies, existentes e fósseis, que não podem ser seguramente incluídas em *Pachycondyla*. Estudos sobre a biologia de algumas espécies seria desejável, em especial espécies como *P. harpax* ou *P. impressa* para determinar se são espécies ou complexos de espécies.

***Platythyrea* Roger**
Fig. 6.11

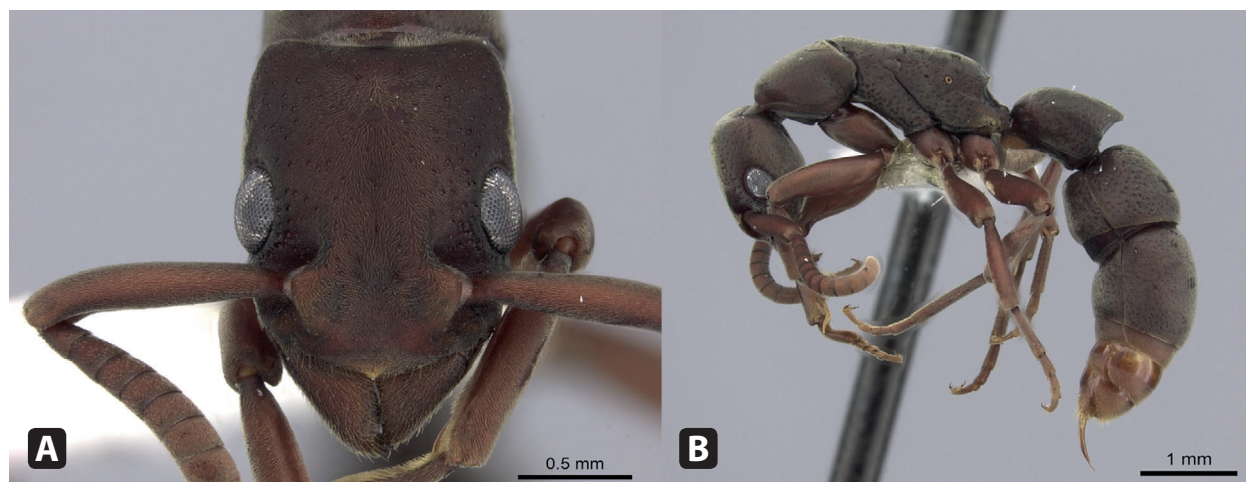
Diagnose. Entre as poneríneas, são formigas fáceis de reconhecer por sua combinação de caracteres. A primeira vista chama a atenção o tegumento opaco e de aspecto finamente granuloso, como uma lixa de calibre mais fino e sem pelos eretos sobre o corpo. As mandíbulas são triangulares e o clípeo, diferente de outras poneríneas, se insere de maneira muito ampla entre os lobos frontais. A glândula metapleural se abre lateralmente; a metatíbia termina em dois esporões e as garras tarsais são dentadas. Pecíolo inserido na altura da metade da face anterior do terceiro segmento abdominal em vista lateral.

Diversidade. São reconhecidas 38 espécies para este gênero (BOLTON, 2014), das quais 13 são americanas (nove existentes e quatro extintas), sendo cinco registradas no Brasil, segundo Fernández; Sendoya (2004) e DE ANDRADE (2004). Os trabalhos mencionados têm chaves para identificação das espécies americanas; contudo, a chave de DE ANDRADE (2004) inclui uma espécie adicional além de todas as extintas.

Distribuição. *Platythyrea* tem distribuição Pantropical, e no Brasil se encontra em todo o país, com exceção dos estados mais ao Sul.

Biologia. Os ninhos são conhecidos tanto de florestas úmidas como de matas semidecíduas, e operárias são capturadas com frequência correndo sobre o tronco de árvores. São conhecidas por serem rápidas e pelo ferrão potente. A reprodução é normalmente por meio de operárias férteis (gamergates). Contudo, o gênero se destaca pela variedade de formas de reprodução, talvez a mais diversa em toda a subfamília. Apenas na espécie *P. punctata*, presente no Brasil, existem rainhas aladas, ergatoides partenogenéticas, gamergates e operárias partenogenéticas (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014).

Perspectiva. Os registros para este gênero são relativamente escassos e ainda é baixa a resolução dos padrões de distribuição das espécies conhecidas. Sabe-se da existência de vários exemplares em coleções que provavelmente representam espécies ainda não descritas, em particular do Caribe. Uma revisão do gênero seria bem-vinda,

FIGURA 11 – Exemplar do *Platythyrea sinuata* (Roger), operária. (a) cabeça em vista frontal e (b) corpo em vista lateral. Foto: Will Ericson (Antweb, CASENT0260485).

já que se passaram quase 40 anos desde o trabalho de Brown (1975), o último estudo taxonômico do gênero, o qual era muito preliminar.

***Pseudoponera* Emery**
Fig. 6.12

Diagnose. Olho composto bem desenvolvido; mandíbula com um sulco, nunca uma fosseta, em sua base; em vista lateral, mesossoma com a margem dorsal contínua, com a sutura metanotal rasa; espiráculo propodeal em forma de fenda; ápice da metatíbia com dois esporões, um pectinado e um simples; pecíolo sem uma mancha translúcida em seu processo ventral.

Diversidade. Este gênero engloba seis espécies, quase que exclusivamente americanas, das quais três se encontram no Brasil. As espécies podem ser identificadas usando a revisão das *Pachycondyla* americanas de Mackay; Mackay (2010), onde figuram como parte do complexo *stigma*.

Distribuição. Este grupo tropical apresenta uma distribuição que vai desde o México até o Brasil e outra que vai da China à Austrália. Apenas uma espécie é exclusiva do Velho Mundo e *P. stigma* está presente em ambas as regiões, sendo aparentemente nativa do Neotrópico (WETTERER, 2012).

Biologia. São formigas predadoras de tamanho pequeno que vivem em florestas, nidificando em madeira em decomposição usualmente sobre o solo, mas também nas árvores.

Perspectiva. De todas as espécies, somente se sabe algo da biologia de *P. stigma* e quase nada das demais. Schmidt; Shattuck (2014) mencionam que estas formigas carecem de sinapomorfias inequívocas para apoiar sua identidade como gênero e que apresentam uma relação próxima aos gêneros paleotropicais *Parvaponera* e *Austroponera*, mas ainda é necessário estabelecer a monofilia de cada grupo.

***Rasopone* Schmidt; Shattuck**
Fig. 6.13

Diagnose. As operárias apresentam olhos localizados anteriormente na cabeça, mandíbulas triangulares bem desenvolvidas com sete a doze dentes e sem um sulco ou fosseta em sua base. A sutura metanotal é obsoleta; abertura do espiráculo propodeal redonda a oval e o orifício da glândula metapleural não possui uma franja cuticular em forma de "U" invertido; metatíbia com dois esporões apicais. Processo ventral do pecíolo sem uma mancha translúcida; estridulito ausente entre o terceiro e quarto segmentos abdominais, ao observar esta região não se encontra uma franja longitudinal que refrata a luz (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014).

Diversidade. Na revisão de Mackay; Mackay (2010), as 11 espécies americanas deste gênero são

FIGURA 6.12 – Exemplar do *Pseudoponera stigma* (Fabricio), operária. (a) cabeça em vista frontal e (b) corpo em vista lateral. Foto: April Nobile (Antweb, CASENT0178180).

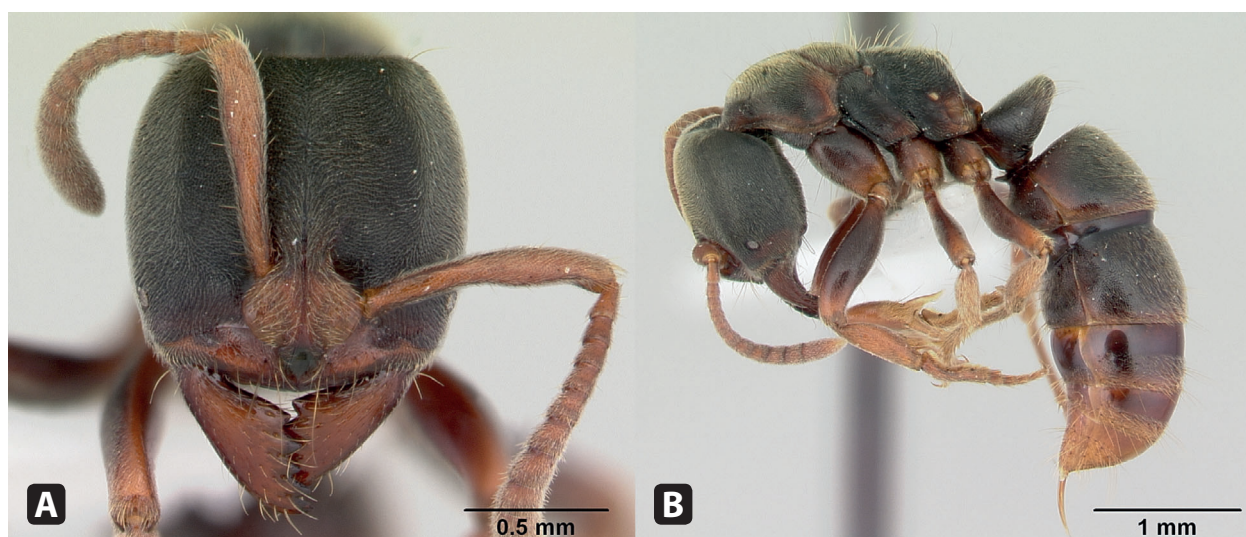
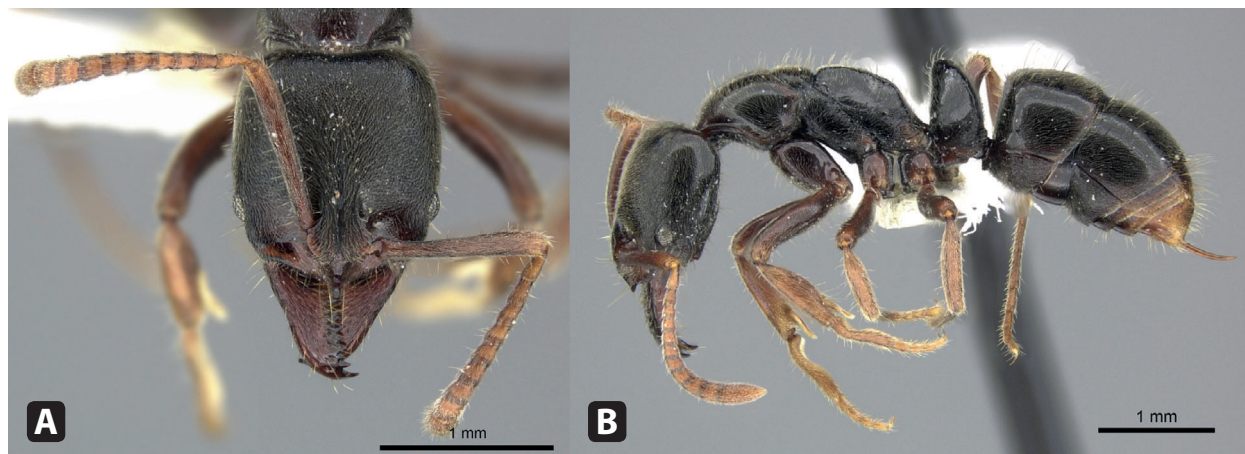



FIGURA 6.13 – Exemplar do *Rasopone becculata* (MacKay; MacKay, 2010), operária. (a) cabeça em vista frontal e (b) corpo em vista lateral. Foto: Ryan Perry (Antweb, CASENT0249130).

tratadas como o complexo *ferruginea* e *arhuaca* de *Pachycondyla*. Estão registradas três espécies para o Brasil, das quais a maioria dos exemplares são *R. arhuaca* ou *R. ferruginea*, as duas espécies mais comuns.

Distribuição. Este gênero é exclusivamente americano, encontrado do México ao Peru, Bolívia e Sul do Brasil. Membros deste gênero se encontram dispersos por quase todo o país, exceto por algumas partes do Nordeste.

Biologia. Os ninhos se encontram no solo e em madeira decomposta, especialmente em ambientes de floresta, incluindo cacauais e cafezais sombreados. São coletadas em amostras de serapilheira peneirada (MACKAY; MACKAY, 2010; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014).

Perspectivas. O que se sabe da biologia provém de algumas observações esporádicas já que não há estudos detalhados sobre nenhuma espécie. São necessárias amostras de solo para uma melhor resolução da distribuição no país, mas em particular para delimitar as regiões onde o grupo aparentemente não está representado, como o Nordeste ou Santa Catarina.

***Simopelta* Mann**
Fig. 6.14

Diagnose. As mandíbulas são subtriangulares com dois dentes apicais agudos usualmente separados dos demais por um espaço; clípeo consideravelmente elevado em comparação à superfície mandibular; olhos frequentemente reduzidos a um único omatídeos. Orifício da glândula metapleural com uma franja cuticular posterior em forma de "U" invertido; tíbias sem setas robustas sobre sua face externa; presença de um arólio proeminente entre as garras tarsais.

Diversidade. São conhecidas 21 espécies para este gênero neotropical, das quais quatro estão registradas para o Brasil. As espécies podem ser identificadas através da revisão de MACKAY; MACKAY (2008).

Distribuição. Estas formigas são encontradas desde a Guatemala até o Peru e Brasil.

Biologia. Normalmente são encontradas em florestas montanhosas entre 800 – 2.000 m.a.n.m., onde se adaptaram a um modo de vida nômade, semelhante ao das formigas dorilíneas, o que inclui a presença de rainhas ápteras e com gáster hipertrofiado, aparente sincronização de crescimento da prole e ninhos estacionais. São predadoras de outras formigas, em especial *Pheidole*.

Perspectivas. É de se esperar que ainda existam espécies a serem descritas, considerando que há pelo menos quatro novas espécies reconhecidas por LONGINO (2014) na Costa Rica. A convergência da biologia entre estas formigas e as dorilíneas as torna candidatas para estudos detalhados de comportamento, como ocorre com *Eciton burchellii* ou *Eciton hamatum*. Contudo, até o momento, são muito restritas as pesquisas sobre *Simopelta* (KRONAUER

FIGURA 6.14 – Exemplar do *Simopelta transversa* Mackay; Mackay, 2008, operária. (a) cabeça em vista frontal e (b) corpo em vista lateral. Foto: Zach Lieberman (Antweb, CASENT0915306).

et al., 2011). Os machos permaneceram desconhecidos por muito tempo, mas, mais recentemente, exemplares têm sido coletados e relacionados a diferentes espécies, alguns dos quais com imagens disponíveis no Antweb. Espera-se que estes e outros machos sejam descritos pelo pesquisador Brendon Boudinot, estudante no laboratório de Philip Ward e que estuda a morfologia e sistemática de machos de formigas como parte de seu doutorado.

***Thaumatomyrmex* Mayr**
Fig. 6.15

Diagnose. A cabeça é mais larga do que longa em vista frontal, cada mandíbula e seus três dentes são alongados e estreitos, com aparência de garfo e estão inseridas em projeções laterais da margem anterior da cabeça; as inserções antenais estão bem separadas pela porção posterior do clípeo, muito mais do que em qualquer outra ponerínea; olhos compostos relativamente grandes e convexos, situados aproximadamente na metade da altura da cabeça. As mandíbulas são o suficiente para se reconhecer o gênero.

Diversidade. São conhecidas 12 espécies para o gênero (BOLTON, 2014), das quais apenas duas são conhecidas para o Brasil. A taxonomia do grupo não é fácil e ainda há muitas situações duvidosas quanto à identidade de algumas espécies. Podem ser identificadas com a chave em Fernández (2008).

Distribuição. O gênero é endémico da Região Neotropical, onde é encontrado desde o México até a Bolívia e Brasil, incluindo o Caribe.

Biologia. Estas predadoras especializadas são coletadas com pouca frequência em áreas de floresta, aparentemente com uma preferência por florestas estacionais. Os ninhos têm poucos indivíduos, menos de 10, e são encontrados sob a casca de árvores, madeira em decomposição, serapilheira, conchas vazias de gastrópodes e até em vespeiros abandonados (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Os enormes dentes mandibulares servem para remover os pelos urticantes de sua presa, diplópodos polixenídeos. Depois de subjugar a presa e imobilizá-la com sua ferroada, usam estruturas nas pernas anteriores para "depilar" os diplópodos e assim poderem oferecê-los às suas larvas (BRANDÃO et al., 1991). Informações substanciais sobre a biologia e taxonomia destas formigas são encontradas no trabalho de Jahyny et al. (2008).

Perspectivas. A taxonomia alfa ainda apresenta desafios quanto à definição de algumas espécies conhecidas e a descrição de novas espécies, apesar dos esforços de Longino (1988) e Jahyny et al. (2008). Uma revisão que combinasse dados morfológicos e moleculares seria muito esclarecedora.

Perspectivas quanto ao estudo de Ponerinae

O futuro é promissor. Há uma atividade crescente, novos recursos humanos e apoio institucional à pesquisa. Grupos de trabalho e equipes de pesquisadores têm sido criados e têm cooperado entre si tanto no Brasil como no exterior. Cada edição do Simpósio de Mirmecologia demonstra

FIGURA 6.15 – Exemplar do *Thaumatomyrmex* sp., operária. (a) cabeça em vista frontal e (b) corpo em vista lateral. Foto: April Nobile (Antweb, CASENT173032).

um crescente dinamismo de trabalhos sobre poneríneas e outras formigas. Cursos e oficinas, assim como a edição de obras como a presente, não seriam possíveis sem uma combinação de recursos tanto materiais quanto humanos muito oportunos. Apesar da quantidade nada desprezível de estudos e outros esforços realizados sobre este grupo de formigas, ainda persistem muitas lacunas e problemas por resolver. Tentarei cobrir alguns destes pontos sem que a ordem de menção sugira alguma prioridade.

Não temos uma chave para identificar os gêneros dos machos de poneríneas na América. Isto significa um atraso e obstáculo no estudo de muitos aspectos da ecologia da subfamília. Felizmente, Brendon Boudinot, estudante de doutorado na Universidade da Califórnia em Davis, está solucionando este problema. Por outro lado, não existe uma filogenia nem ao menos medianamente detalhada para nenhum gênero do grupo, exceto *Leptogenys* (LATTKE, 2011), e mesmo esta proposta cobre apenas a fauna americana e sua resolução deixa muito a desejar. Schmidt (2013), em seu estudo molecular da subfamília, pôde apenas amostrar algumas espécies de cada gênero, mas não era o objetivo desse trabalho fazer uma filogenia completa de cada gênero.

Em geral, ainda falta muito a se fazer na taxonomia alfa da maioria dos grupos, ainda que alguns possuam revisões relativamente recentes. Já se passaram mais de 40 anos desde as revisões fundamentais de William Brown nos anos 60 e 70, e já é tempo de se retomar a taxonomia destes grupos. Contudo, não temos informação sólida de como são os padrões de distribuição da maioria das espécies e menos ainda de sua biologia. Muito disto implica em expedições de coleta e estudos de história natural, atividades clássicas e muito necessárias. A queda nos custos e a facilidade de acesso a técnicas de amostragem e análises de dados moleculares progressivamente alimentarão e guiarão cada vez mais os estudos de diversidade. Este é um complemento valiosíssimo dos estudos utilizando morfologia, onde as descobertas fortalecem mutuamente os dois enfoques. As formigas não são imunes a problemas como as mudanças climáticas, destruição de habitats e espécies invasoras, de modo que é de se esperar que extinções e outros problemas surjam com o tempo. Estes problemas impactarão de maneira mais severa espécies endêmicas e grupos que se reproduzem sem rainhas aladas. O número crescente de centros urbanos oferece novas oportunidades para o estudo das interações de formigas em ambientes alterados.

Por último, também existem os problemas potenciais associados às políticas de estado e ao estágio de desenvolvimento de nossas sociedades. As oscilações socioeconômicas e seus efeitos sobre a vida cotidiana dos pesquisadores, docentes e estudantes têm seu impacto sobre a pesquisa ao afetar áreas como a estabilidade acadêmica, acesso a equipamentos e materiais, segurança pessoal, ingerências político-partidárias e qualidade de vida. No pior cenário, estes fatores podem atrasar, dificultar e em casos extremos destruir a atividade acadêmica e seus acervos na nossa América. Não devemos perder de vista os fatores que cercam a vida acadêmica.

Agradecimentos. Agradeço aos editores deste livro pelo gentil convite para integrar o grupo de autores. É uma honra estar entre profissionais de tanta qualidade e poder contribuir para a compreensão da vasta biodiversidade do Brasil, e consequentemente da nossa América. Agradeço a Rodrigo Feitosa pela cuidadosa tradução ao Português do original em castelhano.

Referências

ANDRADE, M. L. DE. A new species of *Platythyrea* from Dominican amber and description of a new extant species from Honduras (Hymenoptera: Formicidae). **Revue Suisse de Entomologie**, v. 111, n. 3, p. 643–655, 2004.

BOLTON, B. Synopsis and Classification of the Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v. 71, p. 1–357, 2003.

BOLTON, B. **An online catalog of the ants of the world**. Disponível em: <http://antcat.org>. Acesso em: 15.11.2014.

BRANDÃO, C. R. F.; DINIZ, J. L. M.; TOMOTAKE, E. M. *Thaumatomyrmex* strips millipedes for prey: a novel predatory behaviour in ants, and the first case of sympatry in the genus (Hymenoptera: Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 38, p. 335–344, 1991.

BROWN, W.L., J. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cylindromyrmecini, Acanthostichini, and Aenictogitini. **Search: Agriculture**, Cornell University, v. 5, n. 1, p. 1–115, 1975.

BROWN, W.L., J. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, Tribe Ponerini, Subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction, Subtribal Characters, Genus *Odontomachus*. **Studia Entomologica**, v. 19, p. 67–174, 1976.

BROWN, W.L., J. Contributions toward a Reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, Tribe Ponerini, Subtribe Odontomachiti. Section B. Genus *Anochetus* and Bibliography. **Studia Entomologica**, v. 20, p. 549–652, 1978.

DELABIE, J. H. C. Inquilinismo simultâneo de duas espécies de *Centromyrmex* em cupinzeiros de *Syntermes*. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 39, n. 3, p. 605–609, 1995.

DELABIE, J. H. C.; BLARD, F. The tramp ant *Hypoponera punctatissima* (Roger) (Hymenoptera : Formicidae : Ponerinae): New Records from the Southern Hemisphere. **Neotropical entomology**, v. 31, n. 1, p. 1999–2001, 2002.

FEITOSA, R. M.; LACAU, S.; ROCHA, W. D. DA; OLIVEIRA, A. R.; DELABIE, J. H. C. A giant new arboreal species of the ant genus *Anochetus* from Brazil (Formicidae: Ponerinae). **Annales de la Société Entomologique de France**, v. 48, n. 3-4, p. 253–259, 2012. Disponível em: <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00379271.2012.10697774>. Acesso em: 1/9/2014.

FERNANDES, I. O.; OLIVEIRA, M. L. DE; DELABIE, J. H. C. Description of two new species in the Neotropical *Pachycondyla foetida* complex (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) and taxonomic notes on the genus. **Myrmecological News**, v. 19, p. 133-163, 2014.

FERNANDEZ, F. Subfamilia Ponerinae s. str. In: E. Jimenez; F. Fernandez; T. M. Arias; F. H. Lozano-Zambrano (Eds.); **Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia.** p.124–218, 2008. Bogota: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

FERNÁNDEZ, F.; SENDOYA, S. List of Neotropical ants (Hymenoptera: Formicidae). **Biota Colombiana**, v. 5, n. 1, p. 3–93, 2004.

FERREIRA, R. S.; POTEAUX, C.; DELABIE, J. H. C.; FRESNEAU, D.; RYBAK, F. Stridulations reveal cryptic speciation in neotropical sympatric ants. **PloS One**, v. 5, n. 12, p. e15363, 2010. Disponível em: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3008743&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>. Acesso em: 21/11/2014

JAHYNY, B.; LACAU, S.; DELABIE, J. H. C.; FRESNEAU, D. Le genre *Thaumatomyrmex* Mayr 1887, cryptique et prédateur spécialiste de Diplopoda Penicillata. In: E. Jiménez; C. Fernández; T. M. Arias; F. H. Lozano-Zambrano (Eds.); **Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia**. p.329–346, 2008. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

JIMÉNEZ, E; FERNÁNDEZ, F; ARIAS, T.M.; LOZANO-ZAMBRANO, F.H. (Eds.); **Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia**. 2008. Bogota: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

KEMPF, W. W. A synopsis of the Neotropical ants of the genus *Centromyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica**, v. 9, n. 1-4, p. 401–410, 1967.

KRONAUER, D. J. C.; O'DONNELL, S.; BOOMSMA, J. J.; PIERCE, N. E. Strict monandry in the ponerine army ant genus *Simopelta* suggests that colony size and complexity drive mating system evolution in social insects. **Molecular Ecology**, v. 20, n. 2, p. 420–8, 2011. Disponível em: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21121990>. Acesso em: 23/11/2014.

LATTKE, J. E. Revision of the New World species of the genus *Leptogenys* Roger (Insecta : Hymenoptera : Formicidae : Ponerinae). **Arthropod Systematics; Phylogeny**, v. 69, n. 1975, p. 127–264, 2011.

LENHART, P. A.; DASH, S. T.; MACKAY, W. P. A revision of the giant Amazonian ants of the genus *Dinoponera* (Hymenoptera, Formicidae). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 164, p. 119–164, 2013.

LONGINO, J. T. Notes on the taxonomy of the Neotropical ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). In: J.C. Trager (Ed.); **Advances in Myrmecology**. p. 35-42, 1988. Leiden: E. J. Brill, xxvii + 551 pp.

LONGINO, J.T. Ants of Costa Rica. *Simopelta* species list. 2009. Disponível em: <http://academic.evergreen.edu/projects/ants/genera/SIMOPELTA/Specieslist.html>. Acesso em: 15/11/2014.

MACKAY, W. P.; MACKAY, E. Revision of the ants of the genus *Simopelta* Mann. In: E. Jiménez; F. Fernández; T. M. Arias; F. H. Lozano-Zambrano (Eds.); **Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia**. p.285–328, 2008. Bogota: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

MACKAY, W.P.; MACKAY, E. **The systematics and biology of the New World ants of the genus *Pachycondyla***. Lewiston: Edwin Mellen Press, 2010.

SCHMIDT, C. Molecular phylogenetics of ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Zootaxa**, v. 3647, p. 201–250, 2013.

SCHMIDT, C. A.; SHATTUCK, S. O. The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of ponerine ecology and behavior. **Zootaxa**, v. 3817, n. 1, p. 1–242, 2014. Disponível em: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24943802>.

SEIFERT, B. *Hypoponera ergatandria* (Forel , 1893) – a cosmopolitan tramp species different from *H. punctatissima* (Roger, 1859) (Hymenoptera: Formicidae). **Soil Organisms**, v. 85, n. December, p. 189–201, 2013. Disponível em: <http://www.senckenberg.de/root/index.php?page_id=17139>. .

TILLBERG, C. V; EDMONDS, B.; FREAUFF, A.; et al. Foraging ecology of the tropical giant hunting ant *Dinoponera australis* (Hymenoptera: Formicidae) — Evaluating Mechanisms for High Abundance. **Biotropica**, v. 46, n. 2, p. 229–237, 2014.

WETTERER, J. K. Worldwide spread of the stigma ant, *Pachycondyla stigma* (Hymenoptera : Formicidae). **Myrmecological News**, v. 16, p. 39–44, 2012.

7

Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia de Proceratiinae

Rodrigo M. Feitosa

Resumo

Proceratiinae atualmente engloba três gêneros de formigas em duas tribos: *Discothyrea* e *Proceratium* na tribo Proceratiini e *Probolomyrmex* como único membro da tribo Probolomyrmecini. A subfamília está presente em todo o mundo, especialmente nas regiões tropicais, onde a maior parte de suas cerca de 140 espécies ocorre. Nas Américas, Proceratiinae apresenta cerca de 40 espécies distribuídas desde o sul do Canadá até a Argentina. No Brasil, os três gêneros da subfamília estão representados por apenas seis espécies formalmente descritas, sendo que *Probolomyrmex* apresenta três espécies, *Discothyrea* possui duas espécies e *Proceratium* está representado no país por uma única espécie.

Proceratiinae pode ser morfologicamente reconhecida pela seguinte combinação de caracteres: tamanho relativamente pequeno; inserções antenais total ou parcialmente expostas; olhos reduzidos a ausentes; sutura promesonotal fundida ou ausente; garras tarsais anteriores simples, nunca pectinadas ou com dentes pré-apicais; pecíolo sem tergitos laterais; e lobo jugal ausente nas asas anteriores das formas sexuadas. Embora diferentes estudos indiquem que Proceratiinae seja um membro do complexo poneroide de subfamílias, nenhum estudo filogenético foi proposto para testar suas relações internas. Estudos moleculares recentes que incluíram membros de Proceratiinae entre seus terminais parecem apontar para uma posição basal de *Discothyrea* que aparece como grupo-irmão de um clado formado por *Probolomyrmex* + *Proceratium*. Ainda assim, um estudo mais abrangente e que inclua um número maior de espécies se faz necessário para o estabelecimento das relações filogenéticas em Proceratiinae.

Esta subfamília é relativamente pouco representada em coleções mirmecológicas. Isso ocorre porque os indivíduos são raramente capturados com as técnicas mais tradicionais de coleta. O extrator de Winkler tem se mostrado o método mais eficiente para amostrar exemplares de Proceratiinae, embora estes sejam coletados sempre em número bastante reduzido. Esta aparente raridade se deve em grande parte ao hábito críptico das espécies e às baixas densidades populacionais das colônias, que raramente alcançam 100 indivíduos. Os ninhos são normalmente encontrados em cavidades no solo de florestas, entre as folhas da serapilheira, troncos em decomposição e sob rochas. Com relação ao hábito alimentar, as observações feitas até então sugerem uma preferência destas formigas por ovos de pequenos artrópodes de solo, em especial aracnídeos. Virtualmente nada é conhecido sobre o sistema de forrageamento das espécies proceratiíneas e suas estratégias reprodutivas.

FEITOSA, Rodrigo M. Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia de Proceratiinae. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 75-84.

Abstract

State of the art of the taxonomy and phylogeny of the subfamily Proceratiinae - The subfamily Proceratiinae comprises three ant genera in two tribes: *Discothyrea* and *Proceratium* in the Proceratiini, and *Probolomyrmex* as the only member of the Probolomyrmecini. The subfamily is present in all regions of the world, especially in the tropics, where most of its 140 species occur. In the New World, Proceratiinae contains around 40 species distributed from southern Canada to Argentina. In Brazil, the three genera of the subfamily are represented by only six species; three species of *Probolomyrmex*, two of *Discothyrea* and a single species of *Proceratium*.

Proceratiinae can be morphologically recognized by the following combination of characters: size relatively small; antennal insertions totally or partially exposed; eyes strongly reduced to absent; promesonotal suture fused or absent; tarsal claws of forelegs simple, never pectinate nor possessing preapical projections; petiole without laterotergites; and jugal lobe absent in the forewings. Although the position of Proceratiinae within the poneroid subfamilies is relatively well established, a phylogenetic study to investigate the internal relations of the subfamily has never been proposed. Molecular studies that have included proceratiine species as terminals seem to indicate a basal position for the genus *Discothyrea*, which represents the sister group of a clade formed by *Probolomyrmex* + *Proceratium*. However, a broader study including a high number of species is needed to improve the knowledge on the phylogenetic relationships in Proceratiinae.

The subfamily is relatively poorly represented in myrmecological collections. This is due the fact that individuals are rarely captured by traditional collecting techniques. The Winkler apparatus has proved to be the most efficient method to collect specimens of Proceratiinae, although the number of individuals in the samples is always very low. This apparent rarity is mostly due the cryptic habits of the species and the relatively low size of colonies, which rarely reach 100 individuals. Nests are often found in cavities in the forest floor, in the interstices of the leaf litter, decaying logs, and under stones. Regarding the diet, the few observations made thus far suggest a preference of these ants to prey upon eggs of small soil arthropods, particularly arachnids. Virtually nothing is known about the foraging systems and the reproductive strategies of most proceratiine species.

Sistemática de Proceratiinae

Diferentes estudos recentes têm adicionado importantes informações sobre a taxonomia e filogenia das linhagens de formigas em um nível abrangente (ver Capítulo 8 deste livro por FERNÁNDEZ; LATTKE); no entanto, há ainda um déficit considerável acerca da filogenia interna de boa parte das subfamílias, tribos ou mesmo gêneros, o que é verdade também para a subfamília Proceratiinae. Até 2003, a maioria das formigas desta subfamília era considerada como pertencente à tribo Ectatommini que, juntamente com outras tribos, formavam um táxon muito abrangente e heterogêneo, a subfamília Ponerinae (BOLTON, 1994; BOLTON, 1995).

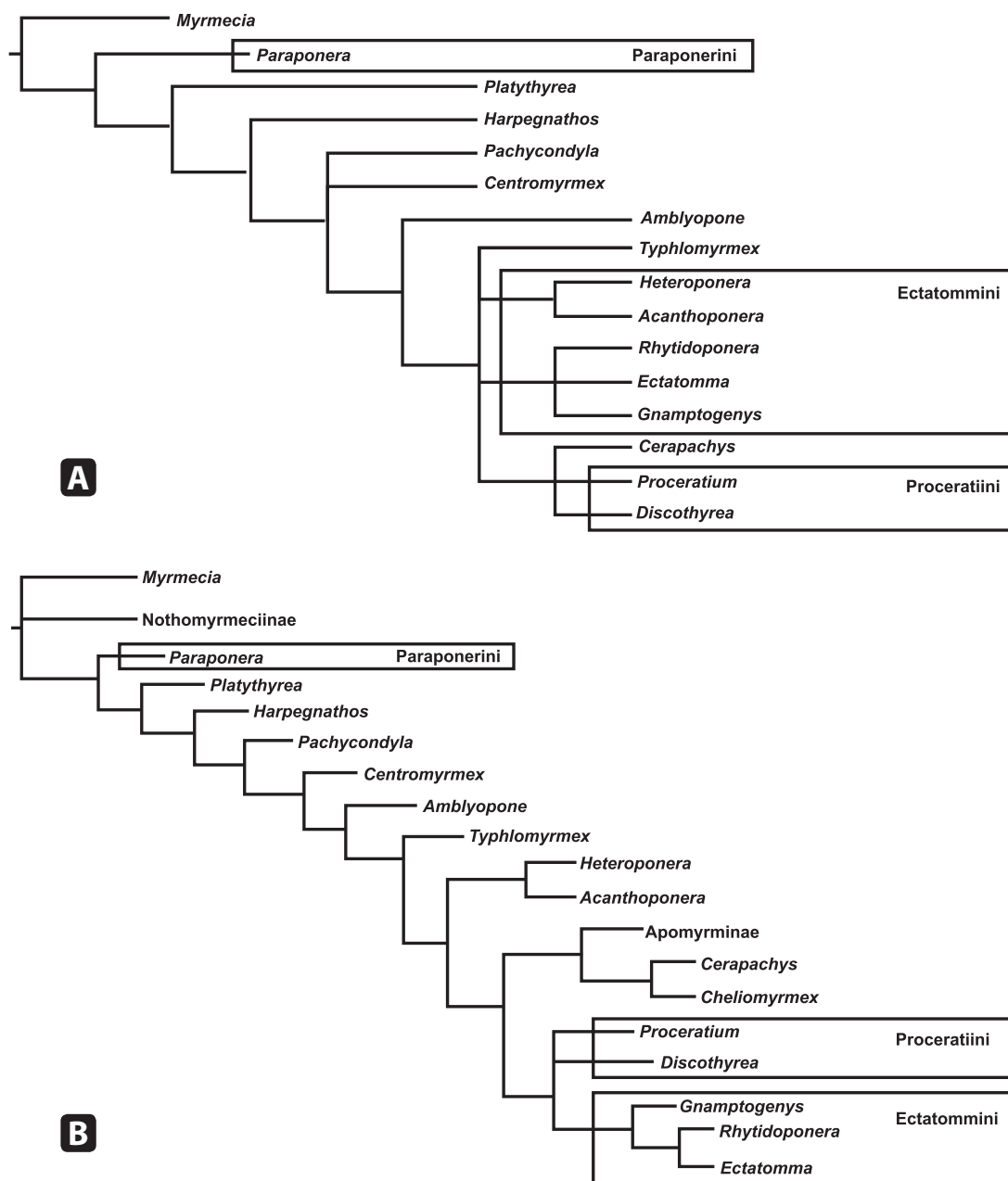
Brown (1958) apresentou a primeira proposta de classificação para Ectatommini. Neste trabalho, uma série extensiva e bem justificada de sinonímias genéricas reduziu um imenso arranjo de nomes a apenas nove gêneros (*Acanthoponera*, *Aulacopone*, *Discothyrea*, *Ectatomma*, *Gnamptogenys*, *Heteroponera*, *Paraponera*, *Proceratium* e *Rhytidoponera*). Neste período, o gênero *Probolomyrmex* era considerado membro da tribo Platythyreini.

Apesar de não ter realizado uma análise cladística, Brown (1958) comparou a morfologia de Ectatommini a de diversos outros grupos de Ponerinae, concluindo que Ectatommini apresentava os gêneros mais basais, sendo *Acanthoponera* o gênero que reunia o maior número de características ancestrais e do qual se derivava diretamente *Heteroponera* que, por sua vez, seria mais intimamente relacionado à *Aulacopone, Discothyrea, Gnamptogenys*, *Proceratium* e *Rhytidoponera*, enquanto *Ectatomma* e *Paraponera* formariam uma linhagem distinta.

Em 1975, Brown publica a última parte de sua série de trabalhos sobre a sistemática de Ponerinae. Neste artigo, Brown revisa a tribo Platythyreini e comenta as relações entre *Probolomyrmex* e *Platythyrea*. Embora tenha incluído ambos na mesma tribo, Brown reconhece as diferenças marcantes entre estes gêneros, especialmente no que se refere à morfologia das larvas. Ainda assim, nos trabalhos subsequentes, a classificação de Brown para as tribos poneríneas foi mantida por diferentes autores.

Em 1994, Lattke propôs uma análise cladística para Ectatommini utilizando um grande conjunto de caracteres de morfologia externa. Neste estudo, Lattke demonstrou que Ectatommini era um grupo polifilético e propôs uma nova classificação para os gêneros que o compõem, revalidando as tribos Paraponerini, com *Paraponera* como único membro e Proceratiini, englobando *Discothyrea* e *Proceratium*. Os demais gêneros foram mantidos em Ectatommini (Figura 7.1A).

Os resultados de Lattke foram contestados por Keller (2000) que afirmou que a classificação proposta era filogeneticamente inconsistente, já que Ectatommini era polifilética e as análises de

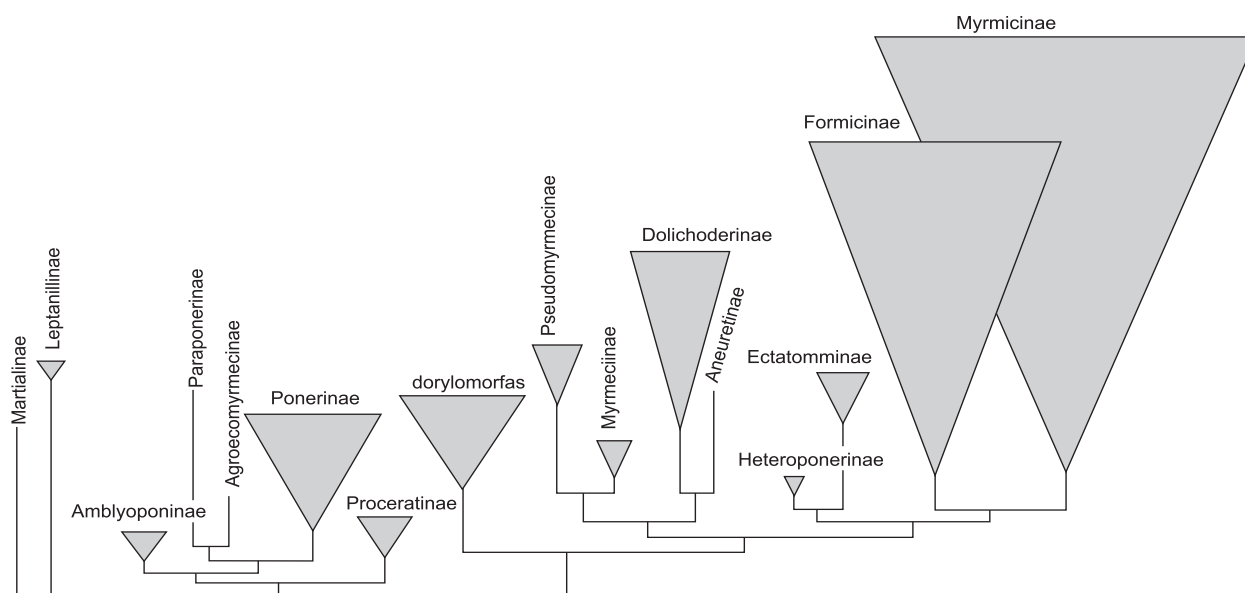
Figura 7.1 – Relações entre os gêneros de Ectatommini *sensu* Brown (1958), com as propostas para a reclassificação da tribo segundo (A) Lattke (1994) e (B) Keller (2000). (Modificado de Feitosa, 2011)

Lattke foram baseadas em propostas de classificação irrelevantes para a escolha dos grupos externos. Keller ampliou a matriz de Lattke com novos táxons e caracteres e desenvolveu uma nova análise filogenética (Figura 7.1B). Seus resultados confirmaram a distância evolutiva entre *Paraponera* e os demais gêneros e também a monofilia do clado formado por *Heteroponera*, *Ectatomma* e *Rhytidoponera*. Contudo, a relação encontrada por Lattke entre *Discothyrea* e *Proceratium* não foi demonstrada por Keller, invalidando a justificativa de Lattke para a criação da tribo Proceratiini e perpetuando a instabilidade nas classificações do grupo.

Dadas as evidências de que Ectatommini e mesmo Ponerinae constituíam agrupamentos artificiais, Bolton (2003) desmembrou boa parte das tribos reconhecidas por Brown (1958, 1975) e dividiu Ponerinae em seis subfamílias: Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae e Proceratiinae. A maior parte dos gêneros que até então formavam a tribo Ectatommini agora se encontram divididos nas subfamílias Ectatomminae (*Ectatomma, Gnamptogenys*, *Rhytidoponera* e *Typhlomyrmex*), Heteroponerinae (*Acanthoponera*, *Aulacopone* e *Heteroponera*) e Proceratiinae (*Discothyrea, Probolomyrmex* e *Proceratium*). Assim, Proceratiinae aparece pela primeira vez na literatura e além dos gêneros *Discothyrea* e *Proceratium* (já tidos como filogeneticamente relacionados em trabalhos anteriores) passa a englobar o gênero *Probolomyrmex*, até então considerado membro da tribo Platythyreini.

No mesmo trabalho, Bolton (2003) considerou as subfamílias originadas do desmembramento de Ponerinae como membros de um agrupamento informal, o qual chamou de poneromorfas. Este termo foi aceito por algum tempo e apareceu com frequência na literatura dos anos seguintes ao trabalho de Bolton. No entanto, filogenias recentes utilizando dados moleculares demonstraram que as poneromorfas formam na verdade uma assembleia artificial, com um grupo monofilético, o complexo poneroideo (no qual se inclui Proceratiinae), excluindo-se as subfamílias Ectatomminae e Heteroponerinae que juntas formam o complexo ectaheteromorfo e, ao lado de Formicinae e Myrmicinae, compõem o atual clado formicoide (MOREAU et al., 2006; OUELLETTE et al., 2006; BRADY et al., 2006; RABELING et al., 2008) (Figura 7.2).

Mais recentemente, Keller (2011) publicou uma das análises filogenéticas mais abrangentes já feitas para formigas, utilizando exclusivamente caracteres morfológicos, com ênfase nos grupos incluídos no complexo poneromorfo de Bolton (2003). Apesar das grandes divergências entre este trabalho e as propostas recentes que utilizaram dados moleculares, a análise de Keller comprova a parafilia do complexo poneromorfo.

Os estudos moleculares recentes que incluíram membros de Proceratiinae entre seus terminais parecem apontar para uma posição basal de

Figura 7.2 – Sumário das relações filogenéticas entre subfamílias de formigas reconstruídas com base em dados moleculares. O tamanho dos triângulos indica a diversidade de cada subfamília (Modificado de Keller, 2011)

Discothyrea que aparece como grupo-irmão de um clado formado por *Probolomyrmex* + *Proceratium*. Da mesma forma, as topologias obtidas por Keller (2011) com base em caracteres morfológicos apontam para a mesma relação interna, o que pode ser considerada uma boa indicação de que esta possa ser de fato a história evolutiva do grupo. Ainda assim, um estudo concentrado na subfamília e que inclua um número maior de espécies se faz urgentemente necessário para uma melhor compreensão das relações filogenéticas em Proceratiinae.

Pelo conceito atual de subfamílias de formigas, Proceratiinae ainda engloba as duas tribos e três gêneros nela combinados por Bolton (2003): *Discothyrea* e *Proceratium* em Proceratiini e *Probolomyrmex* em Probolomyrmecini. A subfamília está presente em todo o mundo, especialmente nas regiões tropicais, onde a maior parte de suas cerca de 140 espécies ocorrem.

Nas Américas, Proceratiinae apresenta cerca de 40 espécies distribuídas desde o sul do Canadá até a Argentina. No Brasil, os três gêneros da subfamília estão representados por apenas seis espécies formalmente descritas, sendo que *Probolomyrmex* apresenta três espécies, *Discothyrea* possui duas espécies e *Proceratium* está representado no país por uma única espécie.

Proceratiinae pode ser morfologicamente reconhecida pela seguinte combinação de caracteres: tamanho relativamente pequeno; inserções antenais total ou parcialmente expostas; olhos reduzidos a ausentes; sutura promesonotal fundida ou ausente; garras tarsais anteriores simples, nunca pectinadas ou com dentes pré-apicais; pecíolo sem tergitos laterais; e lobo jugal ausente nas asas anteriores das formas sexuadas.

Com relação à taxonomia alfa da subfamília, até o momento, com exceção das *Discothyrea* neotropicais, todos os gêneros proceratiíneos foram objeto de revisões taxonômicas. Contudo, estes trabalhos encontram-se relativamente defasados e o acúmulo em coleções mirmecológicas de exemplares que não se enquadram nas descrições de espécies descritas evidencia a necessidade de novos trabalhos. As chaves taxonômicas atualmente utilizadas para a identificação de espécies neotropicais de Proceratiinae são basicamente as encontradas nos trabalhos de O'Keefe; Agosti (1997), para *Probolomyrmex* e Baroni-Urbani; de Andrade (2003), para *Proceratium*. Não menos importante é a contribuição recente de Sosa-Calvo; Longino (2008) que revisaram o estado atual de conhecimento taxonômico em Proceratiinae e forneceram chaves de identificação para as espécies da subfamília, com ênfase nos táxons que ocorrem na Colômbia.

A subfamília é relativamente pouco representada em coleções mirmecológicas. Isso ocorre porque os indivíduos são raramente capturados com as técnicas mais tradicionais de coleta. O extrator de Winkler tem se mostrado o método mais eficiente para amostrar exemplares de Proceratiinae, embora estes sejam coletados sempre em número bastante reduzido. Esta aparente raridade se deve em grande parte ao hábito críptico das espécies e às baixas densidades populacionais das colônias, que raramente alcançam 100 indivíduos. Os ninhos são normalmente encontrados em cavidades no solo de florestas, entre as folhas da serapilheira, troncos em decomposição e sob rochas.

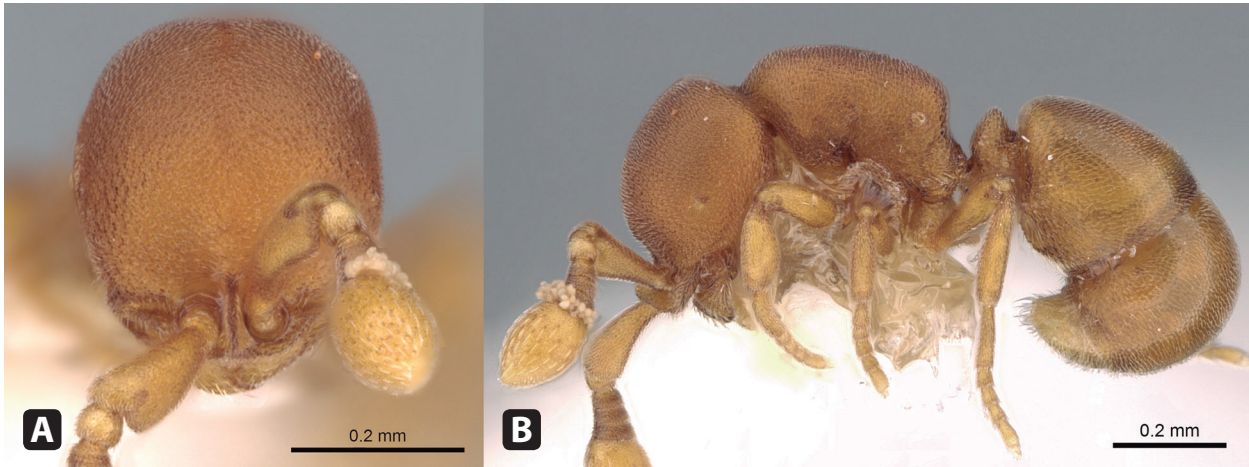
Com relação ao hábito alimentar, as observações feitas até então sugerem uma preferência destas formigas por predar ovos de pequenos artrópodes de solo, em especial aracnídeos (BROWN, 1954; 1979). Virtualmente nada é conhecido sobre o sistema de forrageamento das espécies proceratiíneas e suas estratégias reprodutivas.

Representantes de Proceratiinae no Brasil

Discothyrea Roger, 1863

Discothyrea é representado atualmente por 32 espécies válidas distribuídas mundialmente. São formigas diminutas reconhecidas principalmente pela seguinte combinação de caracteres: corpo compacto e de perfil arredondado; mandíbulas sem dentes ou dentículos nas margens mastigatórias; inserções antenais posicionadas sobre uma plataforma fronto-clipeal que se estende anteriormente na cápsula cefálica cobrindo as mandíbulas em vista frontal; segmento apical das antenas formando uma clava extremamente desenvolvida; escapos antenais curtos, nunca ultrapassando a margem posterior da cabeça; olhos fortemente reduzidos, formados por um único omatídeo ou completamente ausentes; e quarto segmento abdominal (segundo gastral) fortemente curvado para frente, projetando-se ventralmente sob o mesossoma (Figura 7.3).

Na Região Neotropical, o gênero é representado por oito espécies, sendo que apenas duas delas

Figura 7.3 – *Discothyrea sexarticulata*, operária em (a) vista frontal e (b) vista lateral. Foto: Estella Ortega (Antweb, CASENT0281862).

estão registradas para o Brasil, *D. neotropica* Bruch e *D. sexarticulata* Borgmeier. Tradicionalmente, os exemplares deste gênero coletados no Brasil são identificados com base no número de segmentos antenais (seis em *D. sexarticulata* e nove em *D. neotropica*). Isto ocorre como consequência dos trabalhos de Borgmeier (1949; 1954) que utilizou esta característica como critério para separar as espécies neotropicais de *Discothyrea* nos últimos estudos taxonômicos conduzidos para o gênero nesta região. Contudo, este caráter utilizado isoladamente tem se mostrado frágil na delimitação de espécies do gênero (SOSA-CALVO; LONGINO, 2008).

Outro caráter de importância taxonômica é a posição dos espiráculos propodeais, que também apresenta graus significativos de variação. Devido ao tamanho reduzido das espécies do gênero, a tarefa de se conferir nomes aos indivíduos coletados pode consistir em um desafio considerável, já que as dimensões dos exemplares tornam muito difíceis a contagem de segmentos antenais e a observação de demais estruturas. De fato, o pequeno número de espécies reportado para o Brasil é provavelmente um artefato da ausência de trabalhos taxonômicos para o grupo nesta região. Assim, dada a natureza problemática dos limites taxonômicos entre espécies de *Discothyrea*, é muito provável que um estudo minucioso revele novas espécies para o Brasil. Felizmente, neste momento há um estudo em andamento que almeja a revisão taxonômica das espécies de *Discothyrea* do Novo Mundo (J. SOSA-CALVO, em prep.).

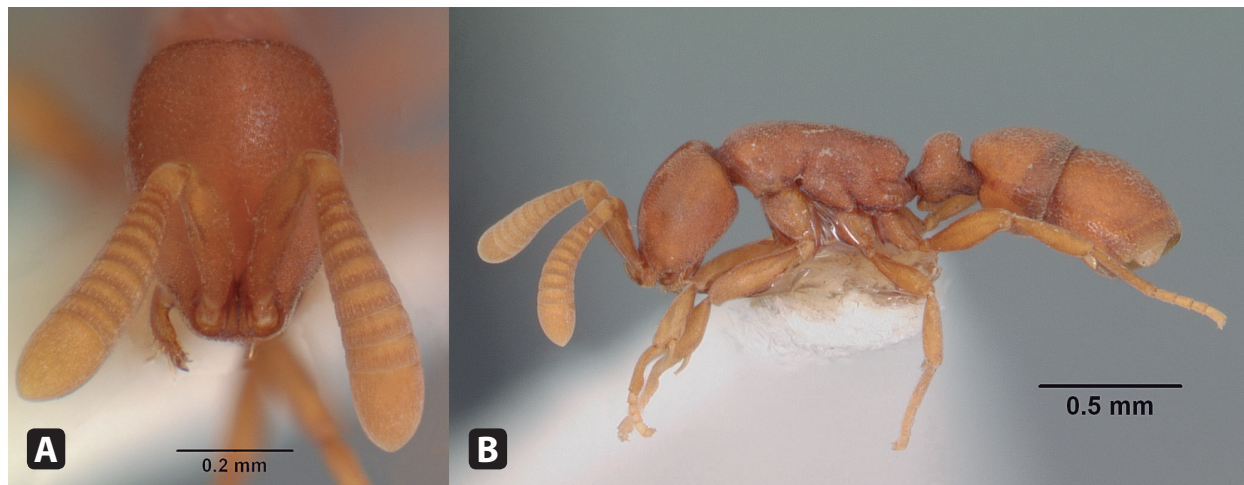
Como já mencionado para a subfamília, a coleta de exemplares de *Discothyrea* é um evento incomum comparado à frequência com que grande parte dos gêneros poneroides é registrada. Estas formigas possuem hábitos crípticos e colônias de tamanho populacional reduzido. Os ninhos são encontrados nos interstícios da serapilheira e em troncos em decomposição no solo de florestas.

As espécies deste gênero que possuem sua biologia conhecida são conhecidas por estocar e predar ovos de aracnídeos (BROWN, 1954; 1979). A especialização neste item alimentar é tão significativa que algumas espécies não apenas consomem ovos de aranhas, mas também podem estabelecer suas colônias no interior das ootecas destes animais (DEJEAN et al., 1999).

Probolomyrmex Mayr, 1901

Probolomyrmex é atualmente representado por 21 espécies distribuídas em todas as regiões tropicais do mundo. Este é o único gênero incluído na tribo Probolomyrmecini (BOLTON, 2003) e pode ser morfologicamente diagnosticado pelos seguintes caracteres: corpo alongado e filiforme; mandíbulas com seis a oito dentes; inserções antenais posicionadas sobre uma plataforma frontoclipeal que se estende anteriormente na cápsula cefálica cobrindo as mandíbulas em vista frontal; antenas com 12 segmentos; olhos ausentes; quarto segmento abdominal (segundo gastral) nunca curvado para frente (Figura 7.4). De fato, o corpo alongado e a ausência de uma curvatura ventral no segundo segmento do gáster são suficientes para separar *Probolomyrmex* dos demais proceratiíneos.

Taylor (1965) foi o primeiro a apresentar uma revisão global do gênero com base em um

Figura 7.4 – *Probolomyrmex petiolatus,* operária em (a) vista frontal e (b) vista lateral. Foto: April Nobile (Antweb, CASENT 0102222).

número relativamente pequeno de indivíduos; tanto que neste trabalho a Região Neotropical foi representada por espécimes de apenas duas localidades. Em 1994, Agosti revisou taxonomicamente as espécies de *Probolomyrmex* do Novo Mundo e forneceu uma chave de identificação para as espécies até então conhecidas. Esta chave foi atualizada três anos depois com a descrição de uma nova espécie para a Costa Rica (O'KEEFE; AGOSTI, 1997) e segue sendo a principal referência para a identificação das espécies neotropicais do gênero. Atualmente são conhecidas quatro espécies de *Probolomyrmex* para os neotrópicos: *P. boliviensis* Mann, *P. brujitae* Agosti, *P. petiolatus* Weber e *P. guanacastensis* O'Keefe; Agosti.

O primeiro registro do gênero para o Brasil foi formalmente publicado por Delabie et al. (2001) que relatam a presença de *P. petiolatus* para uma área da Amazônia Oriental. Desde então duas outras espécies foram reportadas para o Brasil, *P. brujitae* (NASCIMENTO et al., 2004) e *P. boliviensis* (R.M. FEITOSA, dados não publicados). Assim, com exceção de *P. guanacastensis*, restrita à Costa Rica, todas as demais espécies do gênero ocorrem no Brasil, distribuídas em todas as regiões do país, com exceção da Região Sul.

Embora amplamente distribuído e sendo o gênero de Proceratiinae com o maior número de espécies registradas no Brasil, *Probolomyrmex* está longe de ser considerada uma formiga comumente coletada. Como já mencionado para Proceratiinae, a coleta de exemplares de *Probolomyrmex* é um evento bastante incomum. Com a popularização do extrator de Winkler como técnica de coleta de formigas, o número de exemplares em coleções mirmecológicas tem aumentado substancialmente. Este aumento na representatividade do gênero em coleções brasileiras tem evidenciado o quão frágeis parecem ser os limites morfológicos entre as espécies do gênero. Ainda, entre o material recém-acumulado, certamente existem espécies ainda não descritas e que devem aumentar a diversidade do gênero para a Região Neotropical. As espécies brasileiras do gênero são objeto de uma revisão taxonômica em andamento (R.M. FEITOSA, em prep.).

A dificuldade em se coletar exemplares de *Probolomyrmex* está diretamente relacionada ao hábito de vida críptico das espécies dos gêneros. Os ninhos são feitos no solo, entre folhas na serapilheira e, especialmente, em cavidades no interior de frutos secos, troncos e gravetos caídos no solo de florestas úmidas. O corpo filiforme e a ausência de olhos indicam que as formigas deste gênero raramente se expõem na superfície do solo e que preferem os interstícios da serapilheira e suas cavidades naturais.

Dada a similaridade morfológica com os demais gêneros da subfamília, Taylor (1965) sugere que os membros de *Probolomyrmex* sejam predadores especialistas de ovos de aracnídeos, assim como *Discothyrea* e *Proceratium*. No entanto, Ito (1998) observou a predação de miriápodes polixenídeos por *P. dammermani*, indicando que a dieta das espécies de *Probolomyrmex* pode ser mais ampla do que a dos demais gêneros.

Proceratium Roger, 1863

Entre os gêneros de Proceratiinae, *Proceratium* é o que apresenta melhor situação taxonômica. Isso se

deve ao monumental trabalho de Baroni-Urbani e de Andrade (2003), que revisaram o gênero globalmente. Além de ilustrar e lidar com a taxonomia das espécies viventes e fósseis de todo o mundo, os autores apresentam uma análise cladística para o gênero e fornecem chaves de identificação que seguramente são as principais ferramentas atuais para se nomear espécies de *Proceratium* em todas as regiões biogeográficas.

Com 77 espécies válidas, *Proceratium* é o gênero mais diverso da subfamília e se encontra distribuído nas regiões tropicais e temperadas do planeta. Este gênero compõe a tribo Proceratiini ao lado de *Discothyrea* e compartilha com este a forte curvatura ventral do segundo segmento gastral. Contudo, *Proceratium* pode ser rapidamente separado dos demais gêneros da subfamília por não apresentar as inserções antenais sobre uma plataforma fronto-clipeal, de modo que as mandíbulas são perfeitamente visíveis em vista frontal (Figura 7.5).

No Novo Mundo são conhecidas 23 espécies viventes de *Proceratium*, o que demonstra que o gênero também é atualmente o mais diverso da subfamília neste continente. Apesar da grande diversidade global, o Brasil registra uma única espécie para o gênero, *P. brasiliense*, encontrada em áreas de Floresta Atlântica do sul da Bahia à Santa Catarina.

Entre os representantes de Proceratiinae no Brasil, *Proceratium* é sem dúvida o mais raramente coletado. Operárias são eventualmente capturadas sozinhas ou em pares em amostras de serapilheira, o que faz com que a representatividade do gênero em coleções mirmecológicas brasileiras seja muito baixa. Como já mencionado para os demais membros da subfamília, as colônias de *Proceratium* são estabelecidas na serapilheira e em madeira em decomposição no solo de florestas.

A biologia de *Proceratium* é de certa forma similar à de *Discothyrea*. Brown (1954; 1979) conduziu alguns experimentos em condições artificiais e demonstrou que operárias de *Proceratium* preferem ovos de aranhas a fragmentos de insetos como recurso alimentar.

Perspectivas

Como visto, talvez com exceção de *Proceratium*, os demais gêneros de Proceratiinae necessitam com relativa urgência de uma atualização taxonômica, especialmente nos neotrópicos. Por suas dimensões continentais e heterogeneidade de ecossistemas, o Brasil certamente guarda uma porção significativa da diversidade de formigas desta subfamília que ainda aguarda descrição formal. O emprego relativamente recente de técnicas massivas de coleta de formigas de serapilheira, aplicadas principalmente em levantamentos quantitativos, tem proporcionado um aumento substancial da representatividade de formigas, até então tidas como raras, em coleções entomológicas. Este material é com certeza o substrato sobre o qual novas propostas taxonômicas poderão ser desenvolvidas.

Em Proceratiinae, dois trabalhos em andamento aparecem, ao lado da publicação de Baroni-Urbani; de Andrade (2003), como as futuras

Figura 7.5 – *Proceratium catio,* operária em (a) vista frontal e (b) vista lateral. Foto: April Nobile (Antweb, CASENT 01178756).

ferramentas de identificação para as espécies da subfamília com ocorrência no Brasil. Tratam-se das revisões taxonômicas de *Discothyrea* (J. SOSA-CALVO, em prep.) e *Probolomyrmex* (R.M. FEITOSA, em prep.) para a Região Neotropical e para o Brasil, respectivamente. Com a publicação destes trabalhos, pesquisadores brasileiros serão, esperançosamente, capazes de identificar todas as espécies de Proceratiinae com ocorrência no país.

Referências

BOLTON, B. **Identification guide to the ant genera of the world**. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, 1994. 222 p.

BARONI-URBANI, C.; DE ANDRADE, M. L. The ant genus *Proceratium* in the extant and fossil record (Hymenoptera: Formicidae). **Museo Regionale di Scienze Naturali Monografie (Turin)**, v. 36, p. 1-492, 2003.

BOLTON, B. **A New General catalogue of the Ants of the Word**. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 1995. 504 p.

BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v. 71, p. 1-370, 2003.

BORGMEIER T. Formigas novas ou pouco conhecidas de Costa Rica e da Argentina (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Brasileira de Biología**, v. 9, p. 201- 210, 1949.

BORGMEIER T. Uma nova *Discothyrea* com seis articulos antenais (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 1, p. 191-194. 1954.

BRADY, S. G.; SCHULTZ, T. R.; FISHER, B. L.; WARD, P. S. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 13(48), p. 18172-18177, 2006.

BROWN, W. L., Jr. Predation of arthropod eggs by the ant genera *Proceratium* and *Discothyrea*. **Psyche**, v. 64, p. 115, 1954.

BROWN, W. L., Jr. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology of Harvard College**, v. 118, p. 175-362, 1958.

BROWN, W. L., Jr. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cylindromyrmecini, Acanthostichini, and Aenictogitini. **Search: Agriculture**, Cornell University Agricultural Experiment Station, v. 5, p. 1-115, 1975.

BROWN, W. L., Jr. A remarkable new species of *Proceratium* with dietary and other notes on the genus (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche**, v. 86, p. 337-346, 1979.

DEJEAN, A.; GRIMAL A.; MARHERBE M. C.; SUZZONI J. P. From specialization in spider egg predation to an original nesting mode in a “primitive” ant: a new kind of leptobiosis. **Naturwissenschaften**, v. 86, p. 133- 137, 1999.

DELABIE, J. H. C., VASCONCELOS, H. L., VILHENA, J. M. S; AGOSTI, D. First record of the ant genus *Probolomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) in Brazil. **Revista de Biologia Tropical**, v. 49, p. 397-398, 2001.

FEITOSA, R. S. M. **Revisão Taxonômica e Análise Filogenética de Heteroponerinae (Hymenoptera: Formicidae)**. Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto. São Paulo, Brasil. 2011. XIII + 297 p.

ITO, F. Colony composition and specialized predation on millipedes in the enigmatic ponerine ant genus *Probolomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 45, p. 79-83. 1998.

KELLER, R. A. Cladistics of the tribe Ectatommini (Hymenoptera: Formicidae): a reappraisal. **Insect Systematics; Evolution**, v. 31, p. 59-69, 2000.

KELLER, R. A. A phylogenetic analysis of ant morphology (Hymenoptera: Formicidae) with special reference to the poneromorph subfamilies. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 355, p. 1-90, 2011.

LATTKE, J. E. Phylogenetic relationships and classification of ectatommine ants (Hymenoptera: Formicidae). **Entomologica Scandinavica**, v. 25, p. 105-119, 1994.

MOREAU, C. S.; BELL, C. D.; VILA, R.; ARCHIBALD, B.; PIERCE, N. E. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. **Science**, v. 312, p. 100-104. 2006.

NASCIMENTO, I. C.; DELABIE, J. H. C.; CAMPIOLO, S.; MARIANO NETO, E. Présence de *Probolomyrmex brujitae* Agosti, 1994, au Brésil (Hym., Formicidae). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, v. 109, p. 321-322. 2004.

O’KEEFE, S. T.; AGOSTI D. A new species of *Probolomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from Guanacaste, Costa Rica. **Journal of the New York Entomological Society,** v. 105, p. 190-192. 1997.

OUELLETTE, G. D.; FISHER, B. L.; GIRMAN, D. J. Molecular systematics of basal subfamilies of ants using 28S rRNA (Hymenoptera: Formicidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 40, p. 359-369. 2006.

RABELING, C.; BROWN J. M.; VERHAAGH, M. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 105 (39), p. 14913-14917. 2008.

SOSA-CALVO, J.; LONGINO, J. T. Subfamilia Proceratiinae. In: JIMÉNEZ, E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T. M.; LOZANO-ZAMBRANO, F. H. (Org.). **Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. 2008. p. 219-237.

TAYLOR, R. A monographic revision of the rare tropicopolitan ant genus *Probolomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). **Transactions of the Royal Entomological Society of London,** v. 117, p. 345-365. 1965.

8

Filogenia e sistemática das formigas poneromorfas

Fernando Fernández, John E. Lattke

Resumo

As formigas da subfamília Ponerinae, em seu senso original, possuem um longo e complexo histórico taxonômico que revisamos neste capítulo. Por muitos anos (de 1950 aos anos 1990), seguindo a proposta de William Brown Jr., estas formigas foram consideradas uma única subfamília, que abrangia uma série de subfamílias atuais dos presentemente reconhecidos grupo poneroide e clado formicoide. Nos anos 1990, Barry Bolton propôs novas interpretações sobre a classificação do grupo com base na morfologia do pecíolo e gáster destas formigas, e separou Cerapachyinae de Ponerinae. Em 2003, Bolton produziu uma reclassificação das formigas e dividiu Ponerinae em várias subfamílias, coletivamente nomeadas "poneromorfas". Contudo, após 2006, diferentes filogenias utilizando ferramentas moleculares mostraram que as "poneromorfas" seriam um grupo parafilético e que dois de seus componentes, Heteroponerinae e Ectatomminae, seriam membros do clado formicoide, provavelmente próximos à Myrmicinae. Assim, Ponerinae em seu senso abrangente e antigo inclui diversas linhagens de formigas que provavelmente evoluíram convergentemente a partir do Paleoceno.

FERNÁNDEZ, F.; LATTKE, J. E. Filogenia e sistemática das formigas poneromorfas. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 85-93.

Abstract

Phylogeny and systematics of the poneromorph ants - Ants in the original subfamily Ponerinae, have had a long and complex taxonomic history, which we review in this chapter. For many years (from the 50's to the 90's), and following the proposed reclassification of William Brown Jr., these ants were considered as a single subfamily, which included several current subfamilies of the currently recognized poneroid group and formicoid clade. By 1990, Barry Bolton proposed new interpretations based on the morphology of the petiole and gaster of these ants and separated Cerapachyinae from the Ponerinae. In 2003, Barry Bolton produced a reclassification of ants and split the Ponerinae into several subfamilies, collectively referred to as "poneromorphs". However, after 2006, several phylogenies using molecular approaches have shown that "poneromorphs" are probably a paraphyletic clade and two of its components, Heteroponerinae and Ectatomminae, are members of a formicoid clade, probably close to Myrmicinae. Therefore, Ponerinae in the broad and early sense belong to several lineages, which probably evolved convergently from the Paleocene times onwards.

Introdução

Como um dos grupos mais importantes de insetos, as formigas (Hymenoptera: Formicidae) têm sido objeto de numerosos estudos que pretendem elucidar se este é um grupo natural (monofilético), sua posição entre os himenópteros e suas relações internas. Nas últimas décadas, avanços notáveis foram feitos nestes três aspectos, ainda que tenhamos muitos problemas para resolver. Neste capítulo exploramos a composição, filogenia e relações das formigas anteriormente chamadas "poneromorfas" (BOLTON, 2003) com outros grupos de formigas.

A monofilia das formigas nunca foi questionada e há muito tempo este é considerado um grupo natural, claramente separado dos demais himenópteros. A presença da glândula metapleural é uma das características únicas das formigas e tem sido considerada a sinapomorfias morfológica por excelência, sendo visível inclusive em alguns fósseis em âmbar (GRIMALDI; AGOSTI, 2000) com quase 100 milhões de anos de idade. A presença de um pecíolo, antenas geniculadas, saco infrabucal, asas decíduas nas fêmeas reprodutoras e colônias acelulares perenes com operárias (fêmeas estéreis sempre ápteras) são caracteres adicionais e únicos em Hymenoptera (BOLTON, 2003; TAYLOR, 2007).

Qual é a posição das formigas em Hymenoptera? Está claro que pertencem ao clado dos himenópteros com ferrão (Aculeata), um grupo monofilético cujas fêmeas possuem um ferrão modificado a partir do ovipositor, comum em grupos de vespas. Nas propostas filogenéticas mais recentes, Aculeata aparece em um clado que inclui Evanioidea, Ceraphronoidea e Trigonalioidea (HERATY et al., 2011). Dentro de Aculeata, as formigas são posicionadas próximo aos vespoideos, seja como uma família dentro deste grupo ou como sua própria superfamília. As relações internas de Aculeata não estão bem definidas, ainda que haja consenso em considerar Chrysidoidea como o grupo irmão do resto de Aculeata (BROTHERS; CARPENTER, 1993). A filogenia de Aculeata proposta por Brothers (1975) é a que tem sido aceita há mais tempo (BROTHERS; CARPENTER, 1993; RONQUIST et al., 1999), com a proposta Chrysidoidea + (Apoidea + Vespoidea). Ainda que haja sinapomorfias para as primeiras duas superfamílias, o mesmo não pode ser dito para Vespoidea. O prepecto reduzido não é único em Vespoidea (BROTHERS; CARPENTER 1993), já que também ocorre em Chalcidoidea. Na filogenia de Brothers e Carpenter (1993), as formigas aparecem como grupo-irmão de Scoliidae + Vespidae.

Com a filogenia interna de Aculeata através de genes, Pilgrim et al. (2008) confirmam a monofilia de Aculeata, Chrysidoidea e Apoidea, mas estabelecem a não monofilia de Vespoidea, propondo várias superfamílias e sugerindo a proximidade entre apoideos e formigas, uma relação nova e inesperada. Esta mesma relação reaparece na análise usando genomas (filogenômica) de Johnson et al. (2013), onde se corrobora a relação entre apoideos e formigas. Da proposta de Brothers (1975 e seguintes), apenas Scolliidae permanece

próximo, com Vespidae em uma posição muito distante. Estas relações, sendo estáveis, são muito importantes não apenas para buscar grupos externos adequados, como também para estabelecer cenários plausíveis sobre os primeiros passos na evolução das formigas. Um ancestral entre formigas e grupos vizinhos então já não consiste de uma vespa ectoparasitoide (de acordo com a filogenia de Brothers), mas em uma vespa que cava ninhos no solo, o qual aprovisiona de uma vez ou gradativamente, com presas, como ocorre em Ampulicidae e Sphecidae, as quais são famílias de apoideos basais. Este cenário pode tornar mais plausível a recente proposta das primeiras formigas habitantes do solo, originando posteriormente as linhagens que colonizaram a serapilheira e as árvores (LUCKY et al., 2013). Vale notar que a maioria das formigas poneroides é habitante do solo e apenas uma pequena parte é arbórea. Também vale lembrar o caso de *Cariridris bipetiolata*, um himenóptero fóssil da Formação Santana brasileira do Cretáceo, o qual foi originalmente descrito como uma formiga (BRANDÃO et al., 1990), considerada como ampulicídeo (VERHAAGH, 1996), depois como aculeado desconhecido (GRIMALDI et al., 1997) e novamente como formiga, mas depois não como uma formiga (BOLTON, 2014).

Atualmente são conhecidas 16 subfamílias de formigas viventes, todas monofiléticas. Esse número se baseia em argumentos de morfologia (BOLTON, 2003) e filogenia usando morfologia ou genes (BARONI URBANI et al., 1992; SAUX et al., 2004; MOREAU et al., 2006; BRADY et al., 2006; WARD et al., 2014).

Filogenias baseadas em morfologia

Desde a primeira síntese importante e moderna da classificação das formigas (BROWN, 1954), as formigas caçadoras constituíram uma subfamília mais ou menos estável, Ponerinae, definida em parte por atributos de morfologia externa. É nesta publicação (BROWN, 1954) que se tenta a primeira síntese crítica de divisão interna e Formicidae, na qual o autor propõe dois grandes agrupamentos, o complexo poneroide e o complexo formicoide. Brown (1954) posiciona Ponerinae no primeiro complexo (em um conceito distinto do atual), próxima a Cerapachyinae, e coloca Myrmicinae e as formigas-de-correição (Dorylinae s.l.). Uma proposta muito parecida pode ser vista em Wilson et al. (1967), onde se diferenciam os poneríneos primitivos (Amblyoponini) dos avançados e sugere que as formigas-de-correição surgiram de um grupo poneroide. Uma árvore muito semelhante é proposta por Taylor (1978), que sugere como caráter diagnóstico do complexo poneroide a fusão entre tergo e esterno do IV segmento abdominal. Um caráter que foi considerado de muito peso, mas que teve sua importância reavaliada com descobertas posteriores.

Brown (1958, 1960, 1975), em uma série de publicações que tratam não apenas de taxonomia alfa, mas também de níveis superiores, se propôs a reclassificar as formigas, começando pelas poneríneas. Em um destes trabalhos, Brown (1975) funde Cerapachyinae com Ponerinae, convertendo esta subfamília em uma das maiores e mais conspícuas entre as formigas. Mesmo com a biologia variada, muitas formigas desta subfamília compreendiam espécies com hábitos principalmente carnívoros, de onde se cunhou o nome "caçadoras", ainda que hoje saibamos que algumas são onívoras e que existam predadoras em outras linhagens de formigas (HÖLLDOBLER; WILSON 1990). O peso específico das ideias de Brown, taxonomista de linhagem pura, versado na escola evolutiva, entre os estudiosos de formigas é evidente desde seus ensaios iniciais de 1954 até o início do século XXI. Brown, contudo, eventualmente repensou a definição das poneríneas, além de suas relações com outras formigas, mas não pôde publicar suas ideias antes de falecer. Roberto Keller (2011) resgatou e resumiu claramente estas ideias posteriores de William Brown Jr. Com respeito ao caráter parafilético de Ponerinae *sensu* Brown. Este autor mostra claramente que seu complexo poneroide deve excluir Leptanillinae, Dorylinae s.l., Myrmicinae e, inclusive, Cerapachyinae.

O passo decisivo seguinte na exploração da filogenia interna das formigas foi dado por Baroni Urbani et al. (1992) ao usar formalmente a cladística e uma abundante quantidade de caracteres morfológicos. Seus grupos externos foram os vespídeos e os bradinobenídeos. Um grande clado desta filogenia corresponde aproximadamente ao complexo poneroide referido mais acima, com a exclusão de Myrmicinae, que passa ao outro clado, como grupo-irmão de Pseudomyrmecinae e Myrmeciinae. Leptanillinae e Cerapachyinae são excluídos de Ponerinae (que fica como grupo-irmão de Apomyrminae). Uma importante consequência desta filogenia é a delimitação das formigas-de-correição (Dorylinae s.l.) como grupo claramente

monofilético, com a inclusão de Cerapachyinae e Leptanilloidinae. Ponerinae agora fica circunscrito ao conceito proposto por Brown (p.e. 1958, 1960, 1975), com a exclusão de Cerapachyinae e Leptanilloidinae. Os autores caracterizam Ponerinae como as formigas que possuem fusão tergo-esternal do quarto segmento abdominal e pré-escleritos longos do quarto segmento abdominal (também em Cerapachyinae e Myrmeciinae). Os autores também advertem sobre o grande grau de polimorfismo nesta subfamília.

Lattke (1994) explora a monofilia e relações das formigas da então tribo Ectatommini usando caracteres de morfologia e análise cladística. Este autor revive as tribos Paraponerini e Proceratiini e limita o conceito de Ectatommini a *Ectatomma*, *Gnamptogenys*, *Rhytidoponera*, *Heteroponera* e *Acanthoponera*. Keller (2000) faz alguns ajustes e correções a esta proposta, ainda que em essência as conclusões do primeiro autor se mantêm. Com estas contribuições ficou claro que a delimitação de Ponerinae no sentido então aceito era instável e seria necessário explorar mais caracteres, incluindo moleculares, para buscar as relações de todos os grupos incluídos Ponerinae.

Em uma obra fundamental para a classificação dos formicídeos, Bolton (2003) publica uma sinopse e classificação na qual propõe um agrupamento denominado formigas poneromorfas para as subfamílias Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae e Proceratiinae. Leptanillinae e Apomyrminae passam ao grupo leptanilomorfo e Cerapachyinae ao grupo dorilomorfo. Apesar de oferecer uma diagnose para este agrupamento informal, não se postula nenhuma sinapomorfia para ele. Esta dificuldade é reconhecida pelo autor que prefere ao menos separá-las de outros grupos mais bem resolvidos. Felizmente, para cada uma das subfamílias que constituem as poneromorfas, Bolton (2003) propõe apomorfias morfológicas, com a exceção das heteroponeríneas, as quais agora saem de Ectatomminae.

Keller (2011) estudou comparativamente a morfologia externa (exoesqueleto) das formigas para realizar uma proposta em filogenia com ênfase nas formigas poneromorfas. Seu trabalho se destaca pelo esforço em definir os caracteres estudados e seus estados de maneira rigorosa e complementada por imagens de Microscópio Eletrônico de Varredura. O principal resultado é que as formigas poneromorfas formam um agrupamento parafilético, pois também incluem dorilomorfo, lepitanilomorfos e myrmicomorfos. Ainda que esta análise concorde com estudos prévios quanto à monofilia das subfamílias existentes e questiona a monofilia dos poneromorfos, ela não coincide com outros agrupamentos como sugerem as filogenias baseadas em genes (ver próxima seção). Os resultados sofreram com o número elevado de homoplasias, com árvores alternativas no que se refere às relações entre as poneromorfas e os três clados antes mencionados. A posição de *Paraponera* foi particularmente difícil de estabelecer já que em algumas árvores o gênero aparece como grupo-irmão das mirmecomorfas e proceratiíneas, ou das heteroponeríneas e ectatommíneas.

Filogenias baseadas em genes

As análises moleculares recentes desenvolvidas para formigas (MOREAU et al., 2006; BRADY et al., 2006; RABELING et al., 2008; SCHMIDT, 2013; MOREAU; BELL, 2013) mostram um grupo claramente monofilético, o clado formicoide, o qual pode ser dividido em três subclados. O primeiro deles é o dorilomorfo, o qual inclui as formigas-de-correição, com as Dorylinae, Leptanilloidinae, "Cerapachyinae" e outros grupos do Velho Mundo. O segundo clado compreende Pseudomyrmecinae, Dolichoderinae e duas subfamílias mais do Velho Mundo. O terceiro clado inclui Formicinae, Myrmicinae e Ectatomminae + Heteroponerinae. O resto de formigas fica, infelizmente, sem uma resolução clara. Em Brady et al. (2006) aparecem as formigas do clado poneroide como grupo-irmão do clado formicoide, embora Ward, com mais realismo, sugere que seja melhor representar as formigas poneroides como um grado ou grupo parafilético (Figura 1.1 em WARD, 2010). De acordo com as árvores mencionadas, os poneromorfos ficam divididos em diferentes clados, sem qualquer condição de representar um grupo natural. O mesmo ramo de poneroides não tem sustentação contundente (WARD, 2010) dado que as relações internas e entre estas subfamílias e as demais ficam sem resolução.

Schmidt (2013) realiza a primeira filogenia molecular da subfamília Ponerinae no sentido estrito, corroborando a monofilia da subfamília e finalmente obtém sucesso na resolução das relações entre alguns de seus componentes. Seus resultados também sugerem uma relação de grupo-irmão de Ponerinae e Agroecomyrmecinae, uma conclusão

que coincide com os resultados de Moreau et al. (2006) e Brady et al. (2006). Contudo, isto contradiz os resultados de Rabeling et al. (2008) e alguns dos achados de Brady et al. (2006), os quais postulam uma relação de grupo-irmão entre poneríneas e o grupo formicoide. Adicionalmente, o clado ectaheteromorfo aparece como grupo-irmão de Formicinae + Myrmicinae. Em seu estudo da filogenia e evolução das formigas sob a hipótese dos trópicos como "museu" ou "berço" da diversificação destes insetos, Moreau; Bell (2013) inferem a filogenia molecular de representantes de, até então, 21 subfamílias. Estes autores estabelecem uma idade entre 158 e 139 milhões de anos e 10 períodos de mudanças significativas na diversificação das formigas. Em comparação com as propostas mencionadas acima, o clado Ectatomminae + Formicinae aparece como grupo-irmão de Myrmicinae, e Formicinae como grupo-irmão destas subfamílias. Os poneroides formam uma politomia com os formicoide e Martialinae, e Leptanillinae aparece como grupo-irmão de todas as formigas.

Classificação

Como consequência dos estudos recentes em filogenia de formigas, a antiga subfamília Ponerinae (BOLTON, 1994) ficou fragmentada e dividida em várias subfamílias: Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae s. str. e Proceratiinae. Já se consideravam subfamílias independentes Cerapachyinae e Leptanilloidinae (agora ambas no grupo das formigas-de-correição).

O Quadro 7.I lista os clados e subfamílias de formigas segundo o estudo de Brady *et al*. (2006). O Quadro 7.II relaciona o número de gêneros e espécies para cada uma das subfamílias de formigas poneromorfas no mundo e na Região Neotropical. Como se pode ver, as subfamílias que compreendiam Ponerinae ou o grupo das poneromorfas

QUADRO 7.I – Sinopses das formigas caçadoras (grado poneroide e subclado ectaheteroponeríneo) na Região Neotropical). Em cada táxon é dado o número de espécies e distribuição. Tomado de Jiménez et al. (2008) e com as mudanças propostas em Schmidt e Shattuck (2014). O número de espécies compreende as descritas recentemente em Mackay e Mackay (2010).

Agrupamento Poneroide (Parafilético)
Subfamília Amblyoponinae (17)
Tribo Amblyoponini
Stigmatomma Roger, 1859 - 12, Neotrópico
Prionopelta Mayr, 1866 - 4, Neotrópico
Incertae sedis:
Paraprionopelta Kusnezov, 1955 – 1, Argentina
Subfamília Paraponerinae (1)
Tribo Paraponerini
Paraponera F. Smith, 1858 - 1, Neotrópico
Subfamília Proceratiinae (25)
Tribo Proceratiini
Discothyrea Roger, 1863 - 7, Neotrópico
Proceratium Roger, 1863 - 15, Neotrópico
Tribo Probolomyrmecini
Probolomyrmex Mayr, 1901 - 3, Neotrópico
Subfamília Ponerinae (275)
Tribo Ponerini
Anochetus Mayr, 1861 - 25, Neotrópico
Belonopelta Mayr, 1870 - 2, Neotrópico
Centromyrmex Mayr, 1866 - 3, Neotrópico
Cryptopone Emery, 1893 – 3, Neotrópico
Dinoponera Roger, 1861 - 8, Sudamérica
Hypoponera Santschi, 1938 - 36, Neotrópico

Agrupamento Poneroide (Parafilético)
Leptogenys Roger, 1861 - 80, Neotrópico
Mayaponera Schmidt; Shattuck, 2014 - 1, Neotrópico
Neoponera Emery, 1901 - 68, Neotrópico
Odontomachus Latreille, 1804 - 25, Neotrópico
Pachycondyla F. Smith, 1858 - 13, Neotrópico
Pseudoponera Emery, 1900 - 5, Neotrópico
Rasopone Schmidt; Shattuck, 2014 - 11, Neotrópico
Simopelta Mann, 1922 - 21, Neotrópico
Thaumatomyrmex Mayr, 1887 – 12, Neotrópico
Tribo Platythyreini
Platythyrea Roger, 1863 - 8, Neotrópico
Clado Formicoide
Grupo Ectatomminoide
Subfamília Ectatomminae (112)
Tribo Ectatommini
Ectatomma F. Smith, 1858 - 15, Neotrópico
Gnamptogenys Roger, 1863 - 90, Neotrópico
Tribo Typhlomyrmecini
Typhlomyrmex Mayr, 1862 - 8, Neotrópico
Subfamília Heteroponerinae (16)
Tribo Heteroponerini
Acanthoponera Mayr, 1882 - 4, Neotrópico
Heteroponera Mayr, 1877 - 12, Neotrópico

QUADRO 7.II – Número de gêneros e espécies de formigas poneromorfas no Mundo (BOLTON, 2014) e a Região Neotropical

	Gêneros		Espécies	
	Mundo	Neotrop	Mundo	Neotrop
Amblyoponinae	13	3	125	17
Paraponerinae	1	1	1	1
Proceratiinae	3	3	145	25
Ponerinae	47	15	1195	321
Ectatomminae	4	3	264	114
Heteroponerinae	3	2	24	16
Total	**71**	**27**	**1754**	**494**

ficaram dispersas. Já que os poneroides são um grupo parafilético (WARD, 2010, 2014) e não há evidências que permitam, por enquanto, resolver seu status ou relações, fica aberta a pergunta sobre qual nível taxonômico devemos usar para nos referirmos às formigas caçadoras.

Seguindo Bolton (2003, 2015), e Schmidt; Shattuck (2014), o Quadro 7.I relaciona seis subfamílias, 10 tribos e 24 gêneros, que abrangem aproximadamente 460 espécies. De longe, as subfamílias Ponerinae e Ectatomminae são as maiores em táxons contidos, assim como as tribos Ponerini e Ectatommini, graças ao fato de que compreendem gêneros com muitas espécies como *Gnamptogenys*, *Hypoponera*, *Neoponera*, *Odontomachus* e *Leptogenys*. Por outro lado, alguns dos táxons menos conhecidos de poneroides compreendem gêneros raramente coletados e geralmente com poucas espécies descritas como *Probolomyrmex*, *Thaumatomyrmex*, *Platythyrea* ou *Discothyrea*. Por outro lado, as formigas caçadoras compreendem gêneros taxonomicamente complexos, como *Hypoponera* e *Discothyrea*, os quais compreendem formigas pequenas, monótonas com poucos ou nenhum caráter que permita delimitar espécies facilmente ou com algum grau de confiança.

Conclusões e perspectivas

A delimitação atual e compreensão dos diversos aspectos das formigas caçadoras poneroideas começou com as propostas de William Brown e outros autores desde a década de 1950. É a partir dos anos 90 que os métodos cladísticos oferecem hipóteses mais estáveis e sujeitas a críticas, com o delineamento de alguns grupos que posteriormente se fortaleceram como monofiléticos, como as formigas-de-correição (Dorylinae) ou o clado formicoide.

O que durante anos se concebeu como a subfamília Ponerinae, muito diversa tanto no número de táxons como em hábitos de vida, terminou fragmentando-se em várias subfamílias em diferentes clados. As poneríneas seguem sendo diversas, mas agora há maior coerência em seus hábitos de vida e crescente concordância quanto sua monofilia.

O par de subfamílias Ectatomminae + Heteroponerinae forma um grupo monofilético bem posicionado no subclado formicíneo-mirmicíneo dentro do clado formicoide. Contudo, não há consenso se estas subfamílias são o grupo-irmão de Formicinae + Dolichoderinae, ou de Myrmicinae. Em um estudo que se fundamente nos resultados de Moreau et al. (2006), Brady et al. (2006) e Rabeling et al. (2008), Moreau; Bell (2013) posicionam as ectaheteromorfas como grupo-irmão das mirmicíneas, ainda que sem suporte estatístico. Se este é de fato o caso, é interessante recordar a antiga proposta de Brown (1973), no sentido em que os ectatommíneos estão próximos ou filogeneticamente associados à Myrmicinae.

O restante dos grupos da antiga subfamília Ponerinae se dividiu em várias subfamílias, todas membros de um clado chamado poneroide, o qual inclui Agroecomyrmecinae (talvez como grupo-irmão de Paraponerinae) e exclui "Cerapachyinae", grupo sinonimizado sob Dorylinae (BRADY et al., 2014). Se os poneroides são um grupo monofilético e se são grupo-irmão dos formicoide ou se formam uma politomia com este grupo e Martialinae / Leptanillinae são assuntos pendentes.

Whitfield (2008) aponta que, devido a radiações rápidas antigas de muitas linhagens de insetos, a informação morfológica e/ou molecular foi apagada ou se tornou confusa de tal forma que perdemos as pistas para reconstruir filogenias de grupos basais ("stem groups"). Se as formigas se

originaram há muito tempo (talvez na transição Jurássico-Cretáceo) em um período curto de diversificação explosiva, a clarificação das relações de seus grupos basais será difícil. As filogenias e estudos mais recentes (e.g. LUCKY et al., 2013) sugerem que as primeiras formigas eram habitantes do solo, para apenas depois conquistarem outros ambientes como a serapilheira e a vegetação. Os poneríneos estariam entre estas primeiras linhagens e seriam um grupo muito antigo, coexistindo com os dinossauros por um longo período de tempo e resistindo à extinção em massa da transição Cretáceo-Paleoceno (LAPOLLA et al., 2013).

Esta antiguidade não deve ser interpretada como indicadora de rusticidade: as formigas caçadoras são um grupo diverso, com amplas formas de vida e especializações surpreendentes. Se considerarmos as morfologias enigmáticas evidentemente muito especializadas de formigas formicoide fósseis com 100 milhões de anos (BARDEN; GRIMALDI, 2014; PERRICHOT, 2014), podemos apenas sonhar acordados com as formas que existiram em poneroides naquela época. Esta antiguidade combinada com a diversidade atual de morfologias e histórias de vida foram bem sucedidas em criar um grande interesse em sua biologia e comportamento (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014).

Agradecimentos

Aos Drs. Rodrigo Feitosa (UFPR), Jacques Delabie (CEPLAC) e demais colegas do PRONEX, pelo convite para a participação no presente livro sobre formigas caçadoras. A Rodrigo Feitosa, pela tradução e observações.

Literatura citada

BARDEN, P.; GRIMALDI, D. A diverse ant fauna from the mid-Cretaceous of Myanmar (Hymenoptera: Formicidae). **PLoS One**, 9(4):e93627, 2014.

BARONI URBANI C., B. BOLTON; P.S. WARD. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Systematic Entomology**, 17:301-329, 1992.

BOLTON B. **Identification Guide to the Ant Genera of the World**. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, E.E.U.U. 1994. 222 p.

BOLTON B. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute**, 71: 1-370, 2003.

BOLTON, B. An online catalog of the ants of the world. Disponible en http://antcat.org. (visto [3.iv.2015])

BRADY S.G., SCHULTZ T.R., FISHER B.L.; WARD P.S. Evaluating alternative hypothesis for the early evolution and diversification of ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the Unitd States of America**, 103(48):18172-18177, 2006.

BRADY, S. G.; FISHER, B. L.; SCHULTZ, T. R.; WARD, P. S. The rise of army ants and their relatives: diversification of specialized predatory doryline ants. **BMC Evolutionary Biology**, 14:93, 14 p., 2014.

BRANDÃO, C. R. F.; MARTINS-NETO, R. G. [Untitled. *Cariridris* Brandão; Martins-Neto, new genus. *Cariridris bipetiolata* Brandão; Martins-Neto, new species.]. Pp. 201-202 en: Brandão, C. R. F.; Martins-Neto, R. G.; Vulcano, M. A. 1990. The earliest known fossil ant (first southern hemisphere Mesozoic record) (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). **Psyche** (Cambridge), 96:195-208, 1990 (“1989”).

BROTHERS, D. J. **Phylogeny and Classification of the Aculeate Hymenoptera, With Special Reference to the Mutillidae**. University of Kansas Science Bulletin, 50, 483–648, 1975.

BROTHERS, D. J.; CARPENTER, J. M. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). **Journal of Hymenoptera Research**, 2:227-304, 1993.

BROWN W. L. JR. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. **Insectes Sociaux**, 1: 21-31, 1954.

Brown W. L. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, 118: 175-362, 1958.

BROWN, W.L. JR. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, 122 (4), 145–230, 1960.

BROWN, W.L. JR. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. In: Meggers, B.J., Ayensu, E.S.; Duckworth, W.D. (Eds.), **Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: a Comparative Review**. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 1973. p. 161–185.

BROWN W. L. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cylindromyrmecini, Acanthostichini, and Aenictogitini, **Search Agriculture**, 15: 1-115, 1975.

GRIMALDI, D.; AGOSTI, D. A formicine in New Jersey Cretaceous amber Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 97, 13 678–13 683, 2000.

GRIMALDI, D.; AGOSTI, D.; CARPENTER, J. M. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. **American Museum Novitates**, 3208:1-43, 1997.

HERATY, J.; RONQUIST, F.; CARPENTER, J. M.; HAWKS, D.; SCHULMEISTER, S.; DOWLING, A. P.; MURRAY, D.; MUNRO, J.; WHEELER, W. C.; SCHIFF, N.; SHARKEY, M. Evolution of the hymenopteran megaradiation. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 60:73-88, 2011.

HÖLLDOBLER B.; E.O. WILSON. **The Ants**. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, E.E.U.U. 1990. p. 732.

JIMÉNEZ, E., FERNÁNDEZ, F., ARIAS, T.M.; LOZANO-ZAMBRANO, F.H. (Eds.), **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, pp. 285–328.

JOHNSON, B. R.; BOROWIEC, M. L.; CHIU, J. C.; LEE, E. K.; ATALLAH, J.; WARD, P. S. Phylogenomics resolves evolutionary relationships among ants, bees, and wasps. **Current Biology**, 23:2058-2062, 2013.

KELLER R. Cladistics of the tribe Ectatommini (Hymenoptera: Formicidae): a reappraisal. **Insect Systematics and Evolution**, 31: 59-69, 2000.

KELLER, R. A. A phylogenetic analysis of ant morphology (Hymenoptera: Formicidae) with special reference to the poneromorph subfamilies. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 355:1-90, 2011.

LAPOLLA, J. S.; DLUSSKY, G. M.; PERRICHOT, V. Ants and the fossil record. **Annual Review of Entomology**, 58:609-630, 2013.

LATTKE, J. Phylogenetic relationships and classification in the Ectatommini, (Hymenoptera: Formicidae). **Entomologica Scandinavica**, 25:105-119, 1994.

LUCKY, A.; TRAUTWEIN, M. D.; GUÉNARD, B.; WEISER, M. D.; DUNN, R. R. Tracing the rise of the ants - out of the ground. **PLoS One**, 8(12): e84012, 2013.

MACKAY W. P.; E. **The Systematics and Biology of the New World Ants of the Genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae)**. Edwin Mellen Press, 2010. p. 649.

MOREAU C.S., C.D. BELL, R. VILA, S.B. ARCHIBALD; N.E. PIERCE. Phylogeny of the ants: Diversification in the age of Angiosperms. **Science**, 312:101-104, 2006.

MOREAU, C.S.; BELL, C.D. Testing the museum versus cradle tropical biological diversity hypothesis: phylogeny, diversification,and ancestral biogeographic range evolution of the ants. **Evolution,** 67: 2240–2257, 2013

PERRICHOT, V. A new species of the Cretaceous ant *Zigrasimecia* based on the worker caste reveals placement of the genus in the Sphecomyrminae (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, 19:165-169, 2014.

PILGRIM, E. M., VON DOHLEN, C. D.; PITTS, J. P. Molecular phylogenetics of Vespoidea indicate paraphyly of the superfamily and novel relationships of its component families and subfamilies. **Zoologica Scripta**, 37: 539–560, 2008.

RABELING C., J. BROWN; M. VERHAAGH. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. **Proceedings of the Natural Academy of Science of the United States of America**, 105:14913-14917, 2008.

RONQUIST, F.; RASNITSYN, A. P.; ROY, A.; ERIKSSON, K.; LINDGREN, M. Phylogeny of the Hymenoptera: a cladistic reanalysis of Rasnitysn's (1988) data. **Zoologica Scripta**, 28:13-50, 1999.

SAUX C., FISHER B. L.; SPICER G. S. Dracula ant phylogeny as inferred by nuclear 28S rDNA sequences and implications for ant systematic (Hymenoptera: Formicidae: Amblyoponinae) **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 33: 457–468, 2004.

SCHMIDT, C. Molecular Phylogenetics of ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Zootaxa**, 3647:201-150, 2013.

SCHMIDT C.; SHATTUCK S.O. The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) with a review of ponerine eology and behavior. **Zootaxa**, 3817:1-242, 2014.

TAYLOR, R. W. *Nothomyrmecia macrops*: a living-fossil ant rediscovered. **Science** (Washington, D. C.), 201:979-985, 1978a.

TAYLOR, R. W. Bloody funny wasps! Speculations on the evolution of eusociality in ants. **Memoirs of the American Entomological Institute**, 80:580-609, 2007.

VERHAAGH, M. Warum die älteste bekannte Ameise keine ist (Hymenoptera). **Beiträge der Hymenopterologen-Tagung in Stuttgart**, 1996:11, 1996.

WARD P.S. Taxonomy, phylogenetics and evolution, p. 3-17 en: L. Lach, C. Parr; K. Abbott, eds., **Ant Ecology**, Oxford University Press, 2010.

WARD, P. S.; BRADY, S. G.; FISHER, B. L.; SCHULTZ, T. R. The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). **Systematic Entomology**, (2014):1-21, 2014.

WARD, P. S. The phylogeny and evolution of ants. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 45:2.1-2.21, 2014.

WHITFIELD J.M.; K.M. KJER. Ancient Rapid Radiations of Insects: Challenges for Phylogenetic Analysis. **Annual Review of Entomology**, 53:449-472, 2008.

WILSON E. O., CARPENTER J. M. Y BROWN JR. W. L. The first Mesozoic ants. **Science**, 157:1038-1040, 1967.

9

Lista das Formigas Poneromorfas do Brasil

Rodrigo M. Feitosa

Resumo

Com cerca de 13.000 espécies descritas em todo mundo, formigas representam o grupo mais especioso e ecologicamente diverso de insetos sociais. O Brasil, com seus seis biomas distribuídos em continentais 8.500.000 km² de território, abriga a maior diversidade de gêneros de formigas e a segunda maior diversidade de espécies do mundo. Embora estes dados sejam representativos, o conhecimento sobre a diversidade de formigas no Brasil ainda está longe de estar completo. Quando comparamos o nível de conhecimento taxonômico entre os táxons de Formicidae que ocorrem no Brasil, as subfamílias poneromorfas encontram-se em um estágio mais avançado que as demais, especialmente quando comparadas aos gêneros mais diversos de Formicinae e Myrmicinae. Neste capítulo é apresentada uma lista sinóptica das espécies de formigas poneroides e ectatomminoides que ocorrem no Brasil.

FEITOSA, Rodrigo M. Lista das Formigas Poneromorfas do Brasil. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 95-101.

Abstract

List of Brazilian poneromorph ants - With about 13,000 species described worldwide, ants are the most speciose and ecologically diverse group of social insects. Brazil, with its six biomes distributed across an impressive 8,500,000 km² of territory, is home to the greatest diversity of ant genera and the second highest ant species diversity in the world. Although these data are impressive, knowledge about ant diversity in Brazil is still far from complete. When comparing the level of taxonomic knowledge among the Formicidae taxa that occur in Brazil, poneromorph subfamilies are at a more advanced stage than the others, especially when compared to the most diverse genera in Formicinae and Myrmicinae. In this chapter, a synoptic list of species of poneromorph ants occurring in Brazil is presented.

Introdução

De acordo com o último catálogo taxonômico para formigas (BOLTON, 2015), Formicidae soma 16 subfamílias atuais e quatro extintas, englobando aproximadamente 13.000 espécies descritas em cerca de 330 gêneros viventes até o ano de 2014. Contudo, esses números são constantemente alterados. Por um lado, enquanto o conhecimento taxonômico acerca das formigas aumenta, muito dos nomes específicos e subespecíficos propostos mostram-se redundantes (sinônimos). Por outro lado, é evidente que há muitas espécies a serem descobertas e/ou descritas. Em trabalhos taxonômicos recentes, o número de espécies sinonimizadas tem sido sempre menor que o número de espécies descritas, em alguns casos por uma ampla margem (BOLTON, 2000; WILSON, 2003; BOLTON; FISHER, 2011). Estimativas sugerem que o número total de espécies de formigas atuais supere 25.000, sendo que a maior parte do contingente ainda não descrito concentra-se nas florestas tropicais (FERNÁNDEZ; OSPINA, 2003; LACH; et al., 2010).

Com uma extensão territorial de cerca de 8.500.000 km², o Brasil ocupa sozinho quase 50% da área total da América do Sul, com a maior parte de seu território inserida na região tropical do planeta. Esta superfície de proporções continentais é em grande parte responsável pela grande heterogeneidade de ambientes naturais encontrada no país. Variações em fatores como latitude, topografia, clima e conformação de bacias hidrográficas proporcionaram a formação dos seis biomas terrestres brasileiros (Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampas e Pantanal), que por sua vez são divididos em distintas fisionomias. É justamente esta heterogeneidade que faz com que o Brasil seja o país que concentra a maior biodiversidade do planeta.

As formigas não são uma exceção e, atualmente, o Brasil concentra a maior diversidade de gêneros e a segunda maior diversidade de espécies de formigas do mundo (BOLTON, 2015). No Brasil ocorrem 108 dos 324 gêneros reconhecidos para formigas em todo o planeta até a presente data, sendo que nove destes gêneros não são encontrados em nenhum outro país (Tabela 9.I). Ainda, o Brasil abriga cerca de 1.460 espécies e subespécies de formigas, das quais 37% (aprox. 540) são endêmicas. Este número de espécies só é menor do que aquele encontrado na Austrália (cerca de 1.520 espécies). Ainda assim, com o incremento recente do número de estudos sobre as formigas brasileiras, é muito provável que em breve o Brasil assuma a posição de país com a maior diversidade de formigas do planeta.

Todas as seis subfamílias conhecidas de formigas poneroides estão presentes no Brasil, representadas por 26 gêneros e 214 espécies. A lista apresentada neste capítulo (Tabela 9.II) baseia-se primariamente no levantamento feito por Fernández; Arias-Penna (2007) para as espécies de formigas caçadoras da Região Neotropical. Os dados foram atualizados e complementados de acordo com estudos taxonômicos publicados recentemente. A classificação adotada segue Bolton (2015).

A recente publicação de Schmidt; Shattuck (2014) oferece uma classificação da subfamília Ponerinae com base em uma abrangente filogenia molecular. Para a fauna do Brasil e dos neotrópicos

o gênero *Pachycondyla* é dividido nos seguintes gêneros: *Cryptopone* Emery, *Mayaponera* Schmidt; Shattuck, *Neoponera* Emery, *Pachycondyla* Smith, *Pseudoponera* Emery e *Rasopone* Schmidt; Shattuck. Na presente lista apresentamos a classificação de Ponerinae já no conceito de Schmidt; Shattuck (2014). No entanto, ao buscar informações sobre taxonomia e distribuição das espécies dos gêneros mencionados acima, o leitor deve considerar consultar o trabalho de Mackay; Mackay (2010) com a revisão taxonômica do gênero *Pachycondyla s. l.* para o Novo Mundo.

Tabela 9.II – Lista comparativa da diversidade de espécies e gêneros de formigas poneromorfas no Brasil, Região Neotropical e no mundo

TÁXON	ESPÉCIES			GÊNEROS		
	Brasil	Neotrópicos	Mundo	Brasil	Neotrópicos	Mundo
Amblyoponinae	11	17	125	2	3	13
Prionopelta	3	4	15			
Stigmatomma	8	12	68			
Ectatomminae	50	113	267	3	3	4
Ectatomma	11	15	15			
Gnamptogenys	33	90	140			
Typhlomyrmex	6	7	7			
Heteroponerinae	11	16	24	2	2	3
Acanthoponera	3	4	4			
Heteroponera	8	12	19			
Paraponerinae	1	1	1	1	1	1
Paraponera	1	1	1			
Ponerinae	135	341	1061	15	17	47
Anochetus	10	27	114			
Centromyrmex	3	3	15			
Cryptopone	2	4	25			
Dinoponera	8	8	8			
Hypoponera	17	35	147			
Leptogenys	19	75	265			
Mayaponera	1	1	1			
Neoponera	35	54	54			
Odontomachus	15	24	66			
Pachycondyla	8	11	11			
Pseudoponera	3	5	6			
Rasopone	3	11	11			
Simopelta	4	12	21			
Platythyrea	5	8	39			
Thaumatomyrmex	2	12	12			
Proceratiinae	6	25	133	3	3	3
Probolomyrmex	3	4	24			
Discothyrea	2	7	32			
Proceratium	1	15	77			
Poneromorfas	214	513	1611	26	29	71

TABELA 9.II – Lista taxonômica das espécies poneromorfas de formigas do Brasil

TÁXON	REFERÊNCIA
Subfamília Amblyoponinae	
Tribo Amblyoponini	
Prionopelta antillana Forel, 1909	Brown, 1960
Prionopelta modesta Forel, 1909	Brown, 1960
Prionopelta punctulata Mayr, 1866	Brown, 1960
Stigmatomma agostii (Lacau; Delabie, 2002)	Lacau; Delabie, 2002
Stigmatomma armigerum (Mayr, 1887)	Lattke, 1991
Stigmatomma cleae (Lacau; Delabie, 2002)	Lacau; Delabie, 2002
Stigmatomma degeneratum (Borgmeier, 1957)	Lattke, 1991
Stigmatomma elongatum Santschi, 1912	Lattke, 1991
Stigmatomma heraldoi (Lacau; Delabie, 2002)	Lacau; Delabie, 2002
Stigmatomma lurilabes (Lattke, 1991)	Lattke, 1991
Stigmatomma mystriops (Brown, 1960)	Lattke, 1991

TÁXON	REFERÊNCIA
Subfamília Ectatomminae	
Tribo Ectatommini	
Ectatomma brunneum Smith, F., 1858	Kugler; Brown, 1982
Ectatomma edentatum Roger, 1863	Kugler; Brown, 1982
Ectatomma lugens Emery, 1894	Kugler; Brown, 1982
Ectatomma muticum Mayr, 1870	Kugler; Brown, 1982
Ectatomma opaciventre (Roger, 1861)	Kugler; Brown, 1982
Ectatomma permagnum Forel, 1908	Kugler; Brown, 1982
Ectatomma planidens Borgmeier, 1939	Kugler; Brown, 1982
Ectatomma ruidum (Roger, 1860)	Kugler; Brown, 1982
Ectatomma suzanae Almeida, 1986	Almeida, 1986
Ectatomma tuberculatum (Olivier, 1792)	Kugler; Brown, 1982
Ectatomma vizottoi Almeida, 1987	Almeida, 1987

TÁXON	REFERÊNCIA
Gnamptogenys acuminata (Emery, 1896)	Lattke, 1995
Gnamptogenys annulata (Mayr, 1887)	Lattke, 1995
Gnamptogenys bruchi (Santschi, 1922)	Lattke, 1995
Gnamptogenys caelata Kempf, 1967	Lattke, 1995
Gnamptogenys concinna (Smith, F., 1858)	Lattke, 1995
Gnamptogenys continua (Mayr, 1887)	Lattke, 1995
Gnamptogenys haenschi (Emery, 1902)	Lattke, 1995
Gnamptogenys horni (Santschi, 1929)	Lattke, 1995
Gnamptogenys interrupta (Mayr, 1887)	Lattke, 1995
Gnamptogenys kempfi Lenko, 1964	Lattke, 1995
Gnamptogenys lanei Kempf, 1960	Lattke, 1995
Gnamptogenys lavra Lattke, 2002	Lattke, 2002
Gnamptogenys lucaris Kempf, 1968	Lattke, 1995
Gnamptogenys mecotyle Brown, 1958	Lattke, 1995
Gnamptogenys mediatrix Brown, 1958	Lattke, 1995
Gnamptogenys menozzii Borgmeier, 1928	Lattke, 1995
Gnamptogenys minuta (Emery, 1896)	Lattke, 1995
Gnamptogenys moelleri (Forel, 1912)	Lattke, 1995
Gnamptogenys mordax (Smith, F., 1858)	Lattke, 1995
Gnamptogenys nana Kempf, 1960	Lattke, 1995
Gnamptogenys pleurodon (Emery, 1896)	Lattke, 1995
Gnamptogenys porcata (Emery, 1896)	Lattke, 1995
Gnamptogenys rastrata (Mayr, 1866)	Lattke, 1995
Gnamptogenys regularis Mayr, 1870	Lattke, 1995
Gnamptogenys reichenspergeri (Santschi, 1929)	Lattke, 1995
Gnamptogenys relicta (Mann, 1916)	Lattke, 1995
Gnamptogenys rimulosa (Roger, 1861)	Lattke, 1995
Gnamptogenys striatula (Mayr, 1884)	Lattke, 1995
Gnamptogenys striolata Borgmeier, 1957	Lattke, 1995
Gnamptogenys sulcata (Smith, F., 1858)	Lattke, 1995
Gnamptogenys tortuolosa (Smith, F., 1858)	Lattke, 1995
Gnamptogenys triangularis (Mayr, 1887)	Lattke, 1995
Gnamptogenys wilsoni Lattke, 2007	Lattke *et al.,* 2007
Tribo Typhlomyrmecini	
Typhlomyrmex clavicornis Emery, 1906	Brown, 1965
Typhlomyrmex foreli Santschi, 1925	Brown, 1965
Typhlomyrmex major Santschi, 1923	Brown, 1965
Typhlomyrmex meire Lacau, Villemant; Delabie, 2004	Lacau *et al.,* 2008
Typhlomyrmex pusillus Emery, 1894	Brown, 1965
Typhlomyrmex rogenhoferi Mayr, 1862	Brown, 1965
Subfamília Heteroponerinae	
Tribo Heteroponerini	
Acanthoponera goeldii Forel, 1912	Brown, 1958
Acanthoponera mucronata (Roger, 1860)	Brown, 1958
Acanthoponera peruviana Brown, 1958	Brown, 1958
Heteroponera angulata Borgmeier, 1959	Kempf, 1962
Heteroponera dentinodis (Mayr, 1887)	Kempf, 1962
Heteroponera dolo (Roger, 1860)	Kempf, 1962
Heteroponera flava Kempf, 1962	Kempf, 1962
Heteroponera inermis (Emery, 1894)	Kempf, 1962
Heteroponera mayri Kempf, 1962	Kempf, 1962
Heteroponera microps Borgmeier, 1957	Kempf, 1962
Heteroponera robusta Kempf, 1962	Kempf, 1962
Subfamília Paraponerinae	
Tribo Paraponerini	
Paraponera clavata (Fabricius, 1775)	Brown, 1958

TÁXON	REFERÊNCIA
Subfamília Ponerinae	
Tribo Ponerini	
Anochetus altisquamis Mayr, 1887	Brown, 1978
Anochetus bispinosus (Smith, F., 1858)	Brown, 1978
Anochetus diegensis Forel, 1912	Brown, 1978
Anochetus hohenbergiae Feitosa; Delabie, 2012	Feitosa et al., 2012
Anochetus horridus Kempf, 1964	Brown, 1978
Anochetus mayri Emery, 1884	Brown, 1978
Anochetus neglectus Emery, 1894	Brown, 1978
Anochetus oriens Kempf, 1964	Brown, 1978
Anochetus targionii Emery, 1894	Brown, 1978
Anochetus vexator Kempf, 1964	Brown, 1978
Centromyrmex alfaroi Emery, 1890	Kempf, 1967
Centromyrmex brachycola (Roger, 1861)	Kempf, 1967
Centromyrmex gigas Forel, 1911	Kempf, 1967
Cryptopone guianensis (Weber, 1939)	Mackay; Mackay, 2010
Cryptopone holmgreni (Wheeler, 1925)	Mackay; Mackay, 2010
Dinoponera australis Emery, 1901	Lenhart et al., 2013
Dinoponera gigantea (Perty, 1833)	Lenhart et al., 2013
Dinoponera hispida Lenhart, Dash; Mackay, 2013	Lenhart et al., 2013
Dinoponera longipes Emery, 1901	Lenhart et al., 2013
Dinoponera lucida Emery, 1901	Lenhart et al., 2013
Dinoponera mutica Emery, 1901	Lenhart et al., 2013
Dinoponera quadriceps Kempf, 1971	Lenhart et al., 2013
Dinoponera snellingi Lenhart, Dash; Mackay, 2013	Lenhart et al., 2013
Hypoponera aliena (Smith, F., 1858)	Kempf, 1972
Hypoponera collegiana (Santschi, 1925)	Kempf, 1972
Hypoponera collegiana paranensis (Santschi, 1925)	Kempf, 1972
Hypoponera distinguenda (Emery, 1980)	Kempf, 1972
Hypoponera distinguenda dispar (Santschi, 1925)	Kempf, 1972
Hypoponera distinguenda histrio (Forel, 1912)	Kempf, 1972
Hypoponera distinguenda inexpedita (Forel, 1911)	Kempf, 1972
Hypoponera foeda saroltae (Forel, 1912)	Kempf, 1972
Hypoponera foreli (Mayr, 1887)	Kempf, 1972
Hypoponera idelettae (Santschi, 1923)	Kempf, 1972
Hypoponera iheringi (Forel, 1908)	Kempf, 1972
Hypoponera leninei (Santschi, 1925)	Kempf, 1972
Hypoponera neglecta (Santschi, 1923)	Kempf, 1972
Hypoponera opaciceps (Mayr, 1887)	Kempf, 1972
Hypoponera reichenspergeri (Santschi, 1923)	Kempf, 1972
Hypoponera schmalzi (Forel, 1912)	Kempf, 1972
Hypoponera schmalzi paulina (Forel, 1913)	Kempf, 1972
Hypoponera schmalzi fugitans (Forel, 1912)	Kempf, 1972
Hypoponera schwebeli (Forel, 1913)	Kempf, 1972
Hypoponera trigona (Mayr, 1887)	Kempf, 1972
Hypoponera trigona cauta (Forel, 1912)	Kempf, 1972
Hypoponera vernacula (Kempf, 1962)	Kempf, 1972
Hypoponera viri (Santschi, 1923)	Kempf, 1972
Hypoponera wilsoni (Santschi, 1925)	Kempf, 1972
Leptogenys amazonica Borgmeier, 1930	Lattke, 2011
Leptogenys arcuata Roger, 1861	Lattke, 2011
Leptogenys australis (Emery, 1888)	Lattke, 2011
Leptogenys bohlsi Emery, 1896	Lattke, 2011
Leptogenys corniculans Lattke, 2011	Lattke, 2011
Leptogenys crudelis (Smith, F., 1858)	Lattke, 2011
Leptogenys gaigei Wheeler, 1923	Lattke, 2011
Leptogenys guianensis Wheeler, 1923	Lattke, 2011

TÁXON	REFERÊNCIA
Leptogenys iheringi Forel, 1911	Lattke, 2011
Leptogenys linearis (Smith, F., 1858)	Lattke, 2011
Leptogenys langi Wheeler, 1923	Lattke, 2011
Leptogenys luederwaldti Forel, 1913	Lattke, 2011
Leptogenys mavaca Lattke, 2011	Lattke, 2011
Leptogenys maxillosa (Smith, F. 1858)	Lattke, 2011
Leptogenys minima Lattke, 2011	Lattke, 2011
Leptogenys nigricans Lattke, 2011	Lattke, 2011
Leptogenys paraense Lattke, 2011	Lattke, 2011
Leptogenys unistimulosa Roger, 1863	Lattke, 2011
Leptogenys vogeli Borgmeier, 1933	Lattke, 2011
Mayaponera constricta (Mayr, 1884)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera agilis Forel, 1901	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera antecurvata (Mackay; Mackay, 2010)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera apicalis (Latreille, 1802)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera bactronica (Fernandes; Delabie, 2014)	Fernandes *et al.*, 2014
Neoponera billemma (Fernandes; Delabie, 2014)	Fernandes *et al.*, 2014
Neoponera bucki (Borgmeier, 1927)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera carinulata (Roger, 1861)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera cavinodis (Mann, 1916)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera commutata (Roger, 1860)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera concava (Mackay; Mackay, 2010)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera cooki (Mackay; Mackay, 2010)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera crenata (Roger, 1861)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera curvinodis (Forel, 1899)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera foetida (Linnaeus, 1758)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera goeldii Forel, 1912	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera inversa (Smith, F., 1858)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera laevigata (Smith, F., 1858)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera latinoda (Mackay; Mackay, 2010)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera luteola (Roger, 1861)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera magnifica (Borgmeier, 1929)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera marginata (Roger, 1861)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera metanotalis (Luederwaldt, 1918)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera moesta (Mayr, 1870)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera oberthueri (Emery, 1890)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera obscuricornis (Emery, 1890)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera procidua Emery, 1890	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera rostrata (Emery, 1890)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera rugosula (Emery, 1902)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera schultzi (Mackay; Mackay, 2010)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera striatinodis (Emery, 1890)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera theresiae (Forel, 1899)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera unidentata (Mayr, 1862)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera venusta (Forel, 1912)	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera verenae Forel, 1922	Mackay; Mackay, 2010
Neoponera villosa (Fabricius, 1804)	Mackay; Mackay, 2010
Odontomachus affinis Guerin-Meneville, 1844	Brown, 1976
Odontomachus allolabis Kempf, 1974	Brown, 1976
Odontomachus bauri Emery, 1892	Brown, 1976
Odontomachus biumbonatus Brown, 1976	Brown, 1976
Odontomachus brunneus (Patton, 1894)	Brown, 1976
Odontomachus caelatus Brown, 1976	Brown, 1976
Odontomachus chelifer (Latreille, 1802)	Brown, 1976
Odontomachus haematodus (Linnaeus, 1758)	Brown, 1976
Odontomachus hastatus (Fabricius, 1804)	Brown, 1976
Odontomachus laticeps Roger, 1861	Brown, 1976
Odontomachus mayi Mann, 1912	Brown, 1976
Odontomachus meinerti Forel, 1905	Brown, 1976

TÁXON	REFERÊNCIA
Odontomachus opaciventris Forel, 1899	Brown, 1976
Odontomachus panamensis Forel, 1899	Brown, 1976
Odontomachus spissus Kempf, 1962	Brown, 1976
Pachycondyla crassinoda (Latreille, 1802)	Mackay; Mackay, 2010
Pachycondyla curiosa Mackay; Mackay, 2010	Mackay; Mackay, 2010
Pachycondyla fuscoatra (Roger, 1861)	Mackay; Mackay, 2010
Pachycondyla harpax (Fabricius, 1804)	Mackay; Mackay, 2010
Pachycondyla impressa (Roger, 1861)	Mackay; Mackay, 2010
Pachycondyla lenis Kempf, 1961	Mackay; Mackay, 2010
Pachycondyla lenkoi Kempf, 1962	Mackay; Mackay, 2010
Pachycondyla striata Smith, F., 1858	Mackay; Mackay, 2010
Pseudoponera gilberti (Kempf, 1960)	Mackay; Mackay, 2010
Pseudoponera stigma (Fabricius, 1804)	Mackay; Mackay, 2010
Pseudoponera succedanea (Roger, 1863)	Mackay; Mackay, 2010
Rasopone arhuaca (Forel, 1901)	Mackay; Mackay, 2010
Rasopone ferruginea (Smith, F., 1858)	Mackay; Mackay, 2010
Rasopone lunaris (Emery, 1896)	Mackay; Mackay, 2010
Simopelta bicolor Borgmeier, 1950	Mackay; Mackay, 2008
Simopelta curvata (Mayr, 1887)	Mackay; Mackay, 2008
Simopelta jeckylli (Mann, 1916)	Mackay; Mackay, 2008
Simopelta minima (Brandão, 1989)	Mackay; Mackay, 2008
Thaumatomyrmex contumax Kempf, 1975	Jahyny *et al.*, 2007
Thaumatomyrmex mutilatus Mayr, 1887	Jahyny *et al.*, 2007
Tribo Platythyreini	
Platythyrea angusta Forel, 1901	Brown, 1975
Platythyrea exigua Kempf, 1964	Brown, 1975
Platythyrea pilosula (Smith, F., 1858)	Brown, 1975
Platythyrea punctata (Smith, F., 1858)	Brown, 1975
Platythyrea sinuata (Roger, 1860)	Brown, 1975
Subfamília Proceratiinae	
Tribo Probolomyrmecini	
Probolomyrmex boliviensis Mann, 1923	Agosti, 1995
Probolomyrmex brujitae Agosti, 1995	Agosti, 1995
Probolomyrmex petiolatus Weber, 1940	Agosti, 1995
Tribo Proceratiini	
Discothyrea neotropica Borgmeier, 1953	Sosa-Calvo; Longino, 2007
Discothyrea sexarticulata Bruch, 1919	Sosa-Calvo; Longino, 2007
Proceratium brasiliense Borgmeier, 1959	Baroni-Urbani; de Andrade, 2003

Referências

AGOSTI, D. A revision of the South American species of the ant genus *Probolomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of the New York Entomological Society**, v.102, Published: 19 Jul 1995, p.429-434, 1995 (1994).

ALMEIDA FILHO, A. J. D. Descrição de quatro machos do gênero *Ectatomma* Smith, 1858 (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). **Quid (Teresina)**, v.6, Published: Dec 1986, p.24-38, 1986.

ALMEIDA FILHO, A. J. D. Descrição de seis fêmeas do gênero *Ectatomma* Smith, 1858 (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). **Museo Regionale di Scienze Naturali Monografie (Turin)**, v.1, p.175-183, 1987.

BARONI URBANI, C.; M. L. DE ANDRADE. The ant genus *Proceratium* in the extant and fossil record (Hymenoptera: Formicidae). **Museo Regionale di Scienze Naturali Monografie (Turin)**, v.36, p.1-492, 2003.

BOLTON, B. The ant tribe Dacetini. With a revision of the *Strumigenys* species of the Malagasy Region by Brian L. Fisher, and a revision of the Austral epopostrumiform genera by Steven O. Shattuck. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v.65 (2 vol.), p.1-1028, 2000.

BOLTON, B. An online catalog of the ants of the world. Disponible en http://antcat.org. (visto [07.iii.2015])

BOLTON, B.; B. L. FISHER. Taxonomy of Afrotropical and West Palaearctic ants of the ponerine genus *Hypoponera* Santschi (Hymenoptera: Formicidae). **Zootaxa**, v.2843, published 29 Apr. 2011, p.1-118, 2011.

BROWN, W. L., JR. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v.118, Published: Jun 1958, p.173-362, 1958.

BROWN, W. L., JR. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v.122, Published: Mar 1960, p.143-230, 1960.

BROWN, W. L., JR. Contributions to a reclassification of the Formicidae. IV. Tribe Typhlomyrmecini (Hymenoptera). **Psyche**, v.72, Published: 25 Jun 1965, p.65-78, 1965.

BROWN, W. L., JR. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cylindromyrmecini, Acanthostichini, and Aenictogitini. **Search Agriculture (Ithaca, N. Y.)**, v.5(1), Published: Jun 1975, p.1-115, 1975.

Brown, W. L., Jr. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction, subtribal characters. Genus Odontomachus. **Studia Entomologica**, v.19, Published: 30 Dec 1976, p.67-171. 1976.

BROWN, W. L., JR. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section B. Genus Anochetus and bibliography. **Studia Entomologica**, v.20, Published: 30 Aug 1978, p.549-638, 1978.

FEITOSA, R.M.; LACAU, S.; ROCHA, W.D.; OLIVEIRA, A.R.; DELABIE, J.H.C. A giant new arboreal species of the ant genus *Anochetus* from Brazil (Formicidae: Ponerinae). **Annales de la Société Entomologique de France**, v. 48, n. 3-4, p. 253–259, 2012.

FERNANDES, I. O.; OLIVEIRA, M. L. DE; DELABIE, J. H. C. Description of two new species in the Neotropical *Pachycondyla foetida* complex (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) and taxonomic notes on the genus. **Myrmecological News**, 19:133-163, 2014.

FERNÁNDEZ, F.; T. M. ARIAS-PENNA. Las hormigas cazadoras en la región Neotropical. In: E. Jiménez, F. Fernández*, et al* (Ed.). **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia**. Bogotá D.C., Colombia 622 p.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2007. Las hormigas cazadoras en la región Neotropical, p.3-39

FERNÁNDEZ, F.; M. OSPINA. Sinopsis de las hormigas de la región Neotropical. In: F. Fernández (Ed.). **Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical**. Bogotá. 424 p.: Instituto Humboldt, Sinopsis de las hormigas de la región Neotropical, p.49-64, 2003.

JAHYNY, B., S. LACAU, et al. Le genre *Thaumatomyrmex* Mayr 1887, cryptique et prédateur spécialiste de Diplopoda Penicillata. In: E. Jiménez, C. Fernández*, et al* (Ed.). **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia**. Bogota, D.C., Colombia. 622 p.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2007. Le genre *Thaumatomyrmex* Mayr 1887, cryptique et prédateur spécialiste de Diplopoda Penicillata, p.329-346

KEMPF, W. W. Retoques à classificação das formigas neotropicais do gênero *Heteroponera* Mayr (Hym., Formicidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v.15, Published: 02 Jul 1962, p.29-47, 1962.

KEMPF, W. W. A synopsis of the Neotropical ants of the genus *Centromyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica**, v. 9, n. 1-4, p. 401–410, 1967.

KEMPF, W. W. Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical. **Studia Entomologica**, v.15, Published: 25 Aug 1972, p.3-344, 1972.

KUGLER C.; BROWN W. L., JR. Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the description of two new species. **Search Agriculture**. (Ithaca, N. Y.), v. 24, p. 1-8, 1982.

Lacau, S.; J. H. C. Delabie. Description de trois nouvelles espèces d'*Amblyopone* avec quelques notes biogéographiques sur le genre au Brésil (Formicidae, Ponerinae). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, v.107, p.33-41, 2002.

LACAU, S., C. VILLEMANT, et al. *Typhlomyrmex* Mayr, 1862: un genre meconnu de petites fourmis cryptiques et predatrices (Ectatomminae: Typhlomyrmecini). In: E. Jiménez, F. Fernández*, et al* (Ed.). **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia**. Bogotá D.C., Colombia 622 p.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2008. Typhlomyrmex Mayr, 1862: un genre meconnu de petites fourmis cryptiques et predatrices (Ectatomminae: Typhlomyrmecini), p.239-283.

LACH, L., C. PARR, et al. **Ant Ecology**. Oxford, UK: Oxford University Press. 2010.

LATTKE, J. E. Studies of neotropical *Amblyopone* Erichson (Hymenoptera: Formicidae). **Contr. Sci. (Los Angel.)**, v.428, 04Sep 1991, p.1-7. 1991.

LATTKE, J. E. Revision of the ant genus *Gnamptogenys* in the New World (Hymenoptera: Formicidae). **J. Hym. Res.**, v.4, Published: 25 Sep 1995, p.137-193, 1995.

LATTKE, J. E. Nuevas especies de *Gnamptogenys* Roger, 1863 de América (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Entomotropica**, v.17, Agosto 2002, p.135-144, 2002.

LATTKE, J. E. Revision of the New World species of the genus *Leptogenys* Roger (Insecta: Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) **Arthropod Syst. Phylog.**, v.69(3), published online 08.xii.2011, p.127-264, 2011.

LATTKE, J. E., F. FERNÁNDEZ, et al. Identification of the species of *Gnamptogenys* Roger in the Americas. In: R. R. Snelling, B. L. Fisher*, et al* (Ed.). **Advances in Ant Systematics (Hymenoptera: Formicidae): Homage to E. O. Wilson - 50 years of Contributions**. Gainesville, FL, 690 p.: Memoirs of the American Entomological Institute, vol. 80, 2007. Identification of the species of Gnamptogenys Roger in the Americas, p.254-270

LENHART, P. A.; DASH, S. T.; MACKAY, W. P. A revision of the giant Amazonian ants of the genus *Dinoponera* (Hymenoptera, Formicidae). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 164, p. 119–164, 2013.

MACKAY, W. P.; E. MACKAY. Revision of the ants of the genus *Simopelta* Mann. In: E. Jiménez, F. Fernández*, et al* (Ed.). **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia**. Bogotá D.C., Colombia 622 p.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2008. Revision of the ants of the genus Simopelta Mann, p.285-327

MACKAY, W. P.; E. MACKAY. **The Systematics and Biology of the New World Ants of the Genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae)**. Lewiston, New York: Edwin Mellen Press. 2010. xii+642 p.

SCHMIDT, C. A.; S. O. SHATTUCK. The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of Ponerine ecology and behavior. **Zootaxa**, v.3817(1), p. 001-242, 2014.

SOSA-CALVO, J.; J. T. LONGINO. Subfamilia Proceratiinae. In: E. Jiménez, F. Fernández*, et al* (Ed.). **Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia**. Bogotá D.C., Colombia 622 p.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2007. Subfamilia Proceratiinae, p.219-236

WILSON, E. O. ***Pheidole* in the New World: A Dominant, Hyperdiverse Ant Genus**. Cambridge, MA: Harvard University Press. 2003. 794 p.

10

Citogenética e evolução do cariótipo em formigas poneromorfas

Cléa S.F. Mariano, Igor S. Santos, Janisete Gomes da Silva,
Marco Antonio Costa, Silvia das Graças Pompolo

Resumo

A expansão dos estudos citogenéticos a partir do século XIX permitiu que informações acerca do número e composição dos cromossomos fossem aplicadas em estudos evolutivos, taxonômicos e na medicina humana. Em insetos, são conhecidos os cariótipos em diversas ordens onde diversos padrões cariotípicos podem ser observados. Dentre os himenópteros, são conhecidos os números cromossômicos de cerca de 800 morfoespécies de formigas de diversas regiões biogeográficas, embora nem todos esses estudos definam o cariótipo dos organismos estudados. Essas informações correspondem a cerca de 6% do número de espécies descritas para a família e, mesmo escassas, apontam uma grande variação nos cariótipos conhecidos. Em diferentes subfamílias, padrões distintos de cariótipos são encontrados e, dentre essas, as espécies agrupadas no conjunto artificial denominado "poneromorfas" apresentam interessantes modelos para elaboração de hipóteses acerca da evolução cariotípica que serão apresentados neste capítulo. Dentre as seis subfamílias agregadas sob a denominação poneromorfas, existem informações acerca dos cromossomos de todas as subfamílias e aquela que apresenta mais informações a respeito de cariótipos é também a mais diversa em número de espécies: Ponerinae Lepeletier de Saint Fargeau, 1835. Apenas nessa subfamília observamos cariótipos com número cromossômico variando entre 2n=8 a 120, gêneros com cariótipos estáveis, padrões de cromossomos exclusivos para um gênero como *Dinoponera* Roger, 1861, variação intraespecífica em espécies de *Neoponera* Emery, 1901 e a presença de cromossomos com potencial para serem marcadores de uma tribo. As hipóteses aqui lançadas têm por base a análise de mais de 100 cariótipos de poneromorfas. São sucessivamente abordados i) Situação atual do conhecimento citogenético em Formicidae; ii) Conhecimento de citogenética em poneromorfas; iii) Estudos de caso: Tribo Ponerini, possíveis agrupamentos genéricos/cariótipos; iv) Análises dos cariótipos conhecidos para esse agrupamento por meio de modelos como o cariógrafo e uma comparação com outras subfamílias. Esses dados oferecem subsídios para formular hipóteses sobre a evolução dos cariótipos em formigas poneromorfas.

MARIANO, Cléa S.F.; SANTOS, Igor S.; SILVA, Janisete Gomes da; COSTA, Marco Antonio; POMPOLO, Silvia das Graças. Citogenética e evolução do cariótipo em formigas poneromorfas. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 103-125.

Abstract

Cytogenetics and karyotype evolution in poneromorph ants - From the 19th century onwards, the continuing development of cytogenetic procedures has allowed information to be gathered that can be applied to studies on evolution and taxonomy. In insects, karyotypes are known for several orders and various karyotype patterns can be observed. Among hymenopterans, chromosome numbers are known for about 800 ant morphospecies from distinct biogeographical regions, although not all of the studies have defined the karyotype of the studied organisms. This karyotype information corresponds to about 6% of described Formicidae species and, although scarce, has demonstrated that there is large variation among the known karyotypes. Among the different subfamilies, distinct karyotype patterns are found, and of these subfamilies, the species included in the artificial group named poneromorphs are interesting models for the construction of hypotheses regarding karyotype evolution, as discussed in this chapter. For this group, information on chromosomes is available for all six poneromorph subfamilies. The subfamily for which most karyotype information is available, the Ponerinae Lepeletier de Saint Fargeau, 1835, is also the most diverse in species numbers. Only within this family has the following been reported: karyotypes with chromosome numbers ranging from 2n=8 to 120; genera with stable karyotypes; chromosome patterns exclusive to a genus such as *Dinoponera* Roger, 1861; intraspecific variation in species of *Neoponera* Emery, 1901; and the presence of chromosomes with the potential for being a marker for the tribe Ponerini. The hypotheses advanced in this chapter are based on the analysis of more than 100 karyotypes of poneromorphs. We here discuss: i) the state of the art of cytogenetics of Formicidae; ii) cytogenetics of poneromorphs; iii) case studies concerning the tribe Ponerini, with possible groupings of genera/karyotypes; iv) analysis of known karyotypes for this grouping using methods such as the karyograph; and v) a comparison with other subfamilies. These data provide background for formulating hypotheses on karyotype evolution in poneromorph ants.

Citogenética

Em comparação com outras disciplinas da biologia, a citogenética pode ser considerada recente, pois somente apareceu no final do século XIX. Os primeiros estudos descreviam os processos de mitose e a presença de cromossomos denominados de "material cromático nuclear" (SUMNER, 2003). Rapidamente foi possível descrever cromossomos mitóticos em animais (FLEMMING, 1882) e estes estudos são considerados os pioneiros da citogenética.

A expansão dos estudos citogenéticos permitiu que esta disciplina fosse aplicada em estudos evolutivos, taxonômicos e na medicina. Em insetos, diversos exemplos podem ser apontados em ordens como Lepidoptera (KANDUL et al., 2007; LUKHTANOV et al., 2011), Diptera (SBILORDO et al, 2010) e Hymenoptera, entre outras (GOKHMAN, 2006). Nessa classe de Hexapoda, diversos modelos cromossômicos foram definidos como, por exemplo, os cromossomos politênicos em dípteros quironomídeos (METZ, 1916). Na ordem Hymenoptera, os trabalhos de Crozier (1975) e Imai e colaboradores (1977, 1984a, b) foram importantes contribuições ao conhecimento citogenético, os quais determinaram o cariótipo de centenas de espécies de diferentes regiões geográficas cujas informações forneceram a base para a elaboração de uma teoria de evolução cariotípica.

A análise de cromossomos mitóticos é utilizada com frequência em estudos citotaxonômicos em alguns grupos de eucariotos (IMAI, 1983; BAIMAI, 1998; MENEZES et al., 2014). Através do estudo de cariótipos, além do número e morfologia dos cromossomos, é possível inferir sobre diferenciação de espécies, grau de parentesco entre estas, processos evolutivos tais como especiação simpátrica e/ou alopátrica, e posição filogenética dos taxa estudados, assim como elaborar hipóteses sobre a evolução dos cariótipos e seu papel na especiação (LUKHTANOV et al., 2006; LORITE; PALOMEQUE, 2010).

A princípio, cada espécie tem um cariótipo (que é o conjunto cromossômico definido por número + morfologia cromossômica) conservado e

compartilhado pelos indivíduos, independente da sua distribuição geográfica. Porém, existem mecanismos que causam mudanças nos cariótipos. Estas mudanças podem ser numéricas e/ou estruturais e podem ser observadas em diversos níveis: intrapopulacional (quando mais de um cariótipo é observado em uma única população) (LORITE; PALOMEQUE, 2010); entre populações e entre espécies irmãs ou espécies crípticas (definição de SEIFERT, 2009). Essas alterações são geradas por eventos conhecidos como rearranjos cromossômicos, os quais alteram o número e/ou a morfologia dos cromossomos (Figuras 10.1, 10.2).

As alterações numéricas referem-se à variação no número de cromossomos e são causadas por rearranjos do tipo fissão e fusão cêntricas que podem, respectivamente, aumentar ou diminuir o número de cromossomos (IMAI; MARUYAMA, 1978). Na fissão cêntrica, um cromossomo sofre uma quebra na altura do centrômero e origina dois cromossomos telocêntricos. Na fusão cêntrica, o inverso acontece: dois cromossomos distintos, acrocêntricos "(cromossomos do tipo A) ou telocêntricos (cromossomos do tipo T), unem-se à altura do centrômero, originando, geralmente, um cromossomo metacêntrico (cromossomos do tipo M)" (SUMNER, 2003).

As alterações estruturais são as inversões e translocações. Inversão é o resultado de duas quebras simultâneas no cromossomo e a reunião (fusão) dos fragmentos em ordenação diferente, sem perda de material genético (IMAI; MARUYAMA, 1978). Este tipo de rearranjo também pode ser considerado, às vezes, como uma alteração no número de braços cromossômicos: este número aumenta quando a inversão é do tipo AM (um cromossomo do tipo A sofre quebras e transforma-se em um cromossomo do tipo M) (Figura 10.2); ou diminui o número de braços quando a inversão é do tipo MA (um cromossomo do tipo M sofre uma quebra na região centromérica e transforma-se em um cromossomo do tipo A) (IMAI; MARUYAMA, 1978). Inversões do tipo MA são consideradas raras em formicídeos porque tenderiam a aumentar a ocorrência de interações entre os cromossomos, provável causa de efeitos deletérios (IMAI et al., 1988). As inversões do tipo paracêntrica (fora da região do centrômero) são imperceptíveis e não são visualizadas por meio das técnicas de caracterização cromossômicas habitualmente utilizadas (IMAI; MARUYAMA, 1978). As inversões não alteram o número de cromossomos em um cariótipo, mas podem ser responsáveis por significativas modificações no genótipo, uma vez que alteram a posição dos genes e, consequentemente, sua expressão.

As translocações envolvem duas ou mais quebras no cromossomo, a remoção de um segmento de um cromossomo e sua junção (fusão) a outro cromossomo, seja esse homólogo ou não (MACGREGOR, 1993) com uma redistribuição do material genético entre os cromossomos. Esse tipo de rearranjo é provavelmente deletério, pois em cariótipos de animais é raramente observado (IMAI et al., 1977).

A poliploidia é o tipo de alteração cariotípica predominante na evolução vegetal (GOULD, 1991) e de alguns grupos de invertebrados (GUERRA, 1988). Em vertebrados, a ocorrência desse

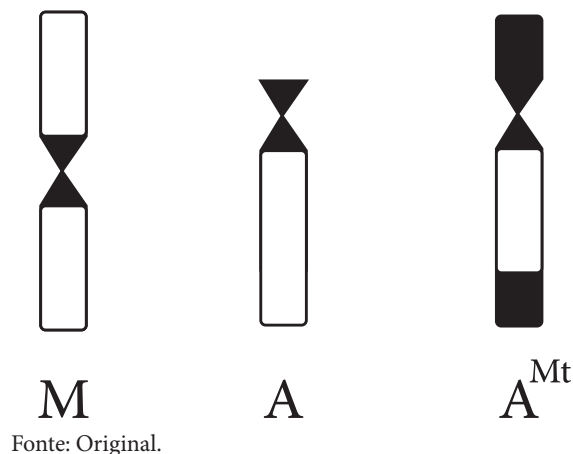
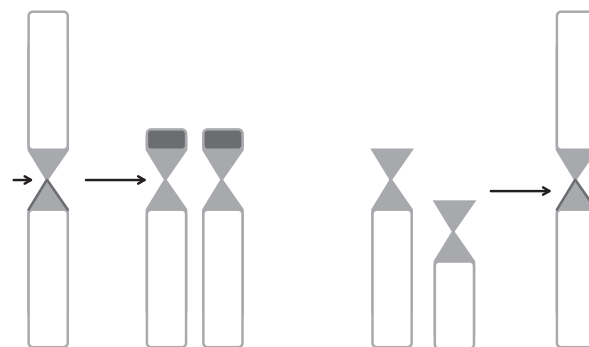
Figura 10.1 – Representação esquemática da morfologia dos cromossomos segundo Imai, 1991.

Fonte: Original.

Figura 10.2 – Representação esquemática de rearranjos cromossômicos frequentes em Formicidae. Em a) Fissão cêntrica seguida de deposição de heterocromatina; b) Fusão cêntrica; Inversão pericêntrica.

Fonte: Original.

fenômeno é registrada com menor frequência em grupos como anfíbios (ver, por exemplo, BOGART, 1980). O poliploide pode se originar de um erro meiótico (não-redução cromossômica) ou de uma endomitose em uma célula precursora da meiose (GUERRA, 1988). No entanto, apesar das causas determinantes serem idênticas em qualquer grupo de organismos, os poliploides são mais comuns em alguns grupos do que em outros. Isso se deve a dois fatos: o primeiro é que alguns organismos têm um equilíbrio gênico tão delicado que não toleram dosagens extras de cromossomos e o segundo é que, se o poliploide não apresentar capacidade reprodutiva, ele não será mantido na população e não terá importância evolutiva (GUERRA, 1988). Em formigas, Crozier (1975) e Imai et al. (1977) descrevem casos excepcionais de triploidia (*Crematogaster* sp. e *Vollenhovia* sp.) e mesmo tetraploidia (*Camponotus* sp. e *Solenopsis invicta*).

A poliploidia apresenta fatores limitantes que lhe são inerentes e pode levar a mudanças nos padrões de metabolismo, nas taxas de desenvolvimento, na regulação de genes e na tolerância fisiológica. Isto pode alterar interações bióticas, tolerância ecológica e comportamento reprodutivo (OTTO; WHITTON, 2000), eventos que podem resultar em especiação, mas que são também deletérios para a espécie. Segundo IMAI et al. (1977), é praticamente impossível a poliploidia em formigas em razão da provável constância do tamanho do genoma em toda a família. Uma síntese sobre o papel dos rearranjos cromossômicos em formigas é discutida por Lorite e Palomeque (2010).

O papel dos rearranjos cromossômicos no processo de especiação é amplamente discutido por diversos autores (WHITE, 1973; IMAI; CROZIER, 1980; KING, 1993; SPIRITO, 1998; IMAI et al., 2001, 2002). Para King (1993), a variação cariotípica pode ser um importante mecanismo de isolamento evolutivo. Em formigas, um aspecto que deve ser levado em consideração para a evolução cromossômica é a haplodiploidia. Esse modelo reprodutivo é consequência da meiose anômala, e a haploidia dos machos, os quais não realizam a meiose tradicional, permite que os formicídeos sejam mais "tolerantes" a rearranjos cromossômicos que outros grupos de organismos (LORITE; PALOMEQUE, 2010).

Na era da genética molecular, o estudo dos cromossomos permanece importante não apenas porque essas estruturas carregam os genes, mas porque seu comportamento determina os mecanismos de herança (SUMNER, 2003). Além disso, a organização dos cromossomos controla a atividade gênica, uma vez que alterações na sua morfologia provocam modificações na localização dos genes e, consequentemente, sua expressão.

Os cariótipos evoluem gradualmente por meio de múltiplos processos de especiação e/ou variação e cada um desses processos envolve a fixação de um ou poucos rearranjos cromossômicos, quase sempre seguidos de extinção subsequente de espécies ou de variações nos cariótipos intermediários (LUKHTANOV et al., 2011). Esses eventos são comuns na natureza e são possíveis de serem observados em gêneros cujas espécies têm números cromossômicos muito diferentes, os quais são também mais antigos, pois os principais rearranjos que alteram os números cromossômicos são esporádicos (LUKHTANOV et al., 2011). Desse modo, a variação cromossômica exibida por diversos gêneros e até espécies de formigas aqui apresentada pode ser discutida como um evento corriqueiro, de rápida fixação, o que indica um padrão distinto de evolução daquele apresentado por vertebrados, por exemplo (ver LUKHTANOV et al., 2011).

Cerca de 800 morfoespécies de formigas de diversas regiões geográficas têm seus números cromossômicos conhecidos e a maior parte dos estudos citogenéticos diz respeito à constituição dos cromossomos e número cromossômico. Em vista das 12.955 espécies descritas nos Formicidae (AGOSTI; JOHNSON, 2005), consideramos que é escasso o conhecimento acerca da citogenética dessa família. Porém, essas informações, adicionadas àquelas de diversas espécies de outros eucariotos, foram úteis para a elaboração de uma teoria de evolução cariotípica, a Teoria da Interação Mínima (IMAI et al., 1988, IMAI et al , 1994). Esta teoria tem como postulado que "a evolução do cariótipo em eucariotos tende a um aumento no número de cromossomos por meio de processos de fissão cêntrica; estes eventos são essenciais para a não-ocorrência de interações entre os cromossomos, que podem ser facilitadas pelo tamanho longo dos braços cromossômicos" (IMAI et al., 1988). Na evolução do cariótipo, além das fissões cêntricas, são recorrentes rearranjos como inversões pericêntricas, entretanto, há poucos relatos de fusões cêntricas em formigas (IMAI et al., 1986, 1988). Grande parte das análises acerca da evolução do cariótipo em formigas, e também em outros himenópteros, é baseada na interpretação dessa teoria.

Situação atual do conhecimento citogenético em Formicidae

O conhecimento citogenético sobre a família Formicidae agrega hoje registros para 14 subfamílias. Uma síntese desse conhecimento é disponível na revisão de Lorite e Palomeque (2010) onde são agrupadas informações para as seis subfamílias alocadas no agrupamento poneromorfas e oriundas de diversas regiões biogeográficas do planeta. Essas informações são, porém, bastante fragmentadas, com poucos gêneros para os quais são conhecidos os cariótipos de mais de cinco espécies.

Diante da escassez das informações e da variação dos cariótipos conhecidos em Formicidae, não é possível apontar uma única direção ou apenas um só evento responsável pela evolução do cariótipo nessa família. Em diferentes subfamílias, padrões distintos de cariótipos são encontrados e, mesmo entre espécies de um mesmo gênero, podem ocorrer variações, sejam numéricas, de morfologia ou de composição cromossômica.

O desmembramento da subfamília Ponerinae originou o agrupamento poneromorfa constituído pelas subfamílias Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae e Proceratiinae (BOLTON, 2003). Foram descritas até o momento 755 espécies (BOLTON, 2014), a maior parte destas incluídas na subfamília Ponerinae. As espécies destas subfamílias apresentam cariótipos muito variáveis e às vezes exclusivos desse grupo, que serão apresentados neste capítulo.

Metodologia

As informações acerca dos dados citogenéticos de formigas poneromorfas estão indicadas na Tabela 10.I, que inclui dados inéditos e outros já publicados, com as devidas fontes relacionadas.

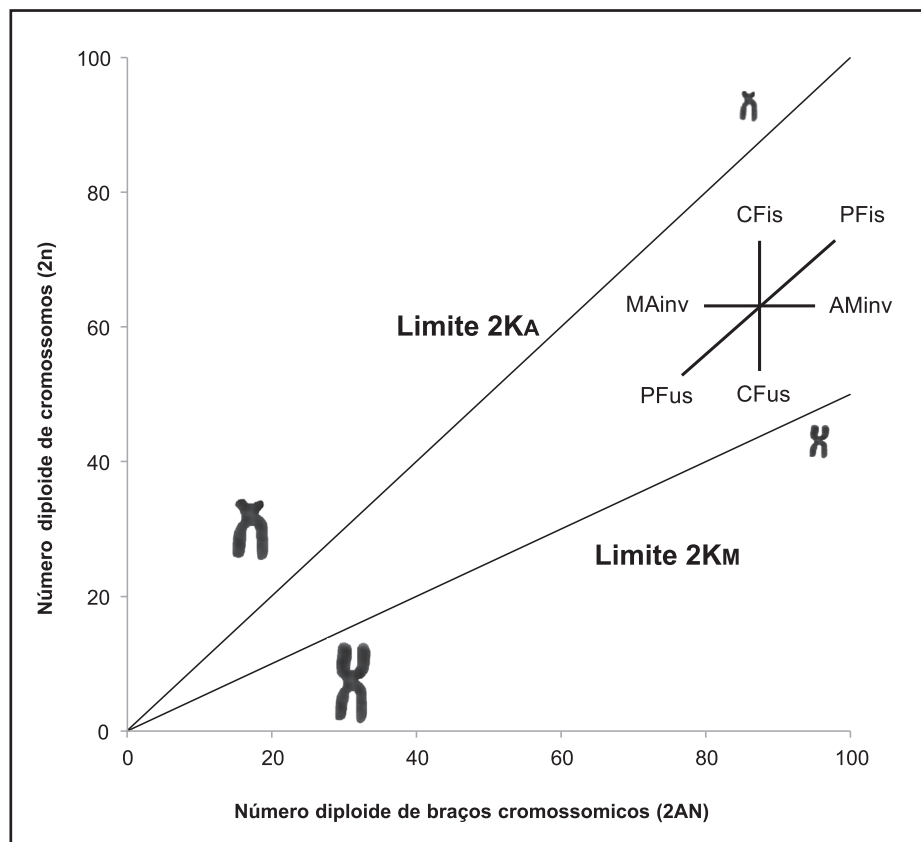
As análises aqui apresentadas foram baseadas em número e morfologia cromossômica. Os cromossomos foram classificados, em alguns casos reclassificados, de acordo com a nomenclatura proposta por Imai (1991) de maneira a permitir inferências acerca da direção da evolução do cariótipo em cada táxon baseadas no método cariográfico segundo Imai e Crozier (1980) e Imai et al. (1994) (Figura 10.3).

São apresentadas hipóteses para possíveis direções na evolução do cariótipo em diversos grupos de poneromorfas para os quais temos informações e uma interpretação da evolução do cariótipo baseada na hipótese da variação mediada essencialmente por fissão cêntrica (IMAI; CROZIER, 1980).

Números cromossômicos em poneromorfas

Estudos citogenéticos já foram realizados em 34 gêneros das seis subfamílias que constituem as poneromorfas, nas quais diversos padrões e até mais de um cariótipo distinto para uma mesma espécie são frequentes. As 182 observações disponíveis de números cromossômicos foram agrupadas e analisadas: na Figura 10.4 é apresentada a frequência do número haploide de cromossomos das espécies que compõem a subfamília Ponerinae, enquanto na Figura 10.5 as informações são relativas às espécies das outras cinco subfamílias que constituem este agrupamento.

Na subfamília Ponerinae, são conhecidos 143 números cromossômicos que apontam a ocorrência de uma grande variação intragenérica (n=4-60) e uma maior concentração de cariótipos haploides no intervalo n=6-22 (Figura 10.4). De acordo com os dados da Tabela 10.I, é possível observar que apenas o gênero *Odontomachus* Latreille, 1804 apresenta um "padrão cromossômico", com 10 espécies (de um total de 13) com o número haploide n=22. Esse gênero está representado em um dos picos da figura 10.3 (n=22). O outro pico, representado por n=19, representa espécies dos gêneros *Anochetus* Mayr, 1861, *Ectomomyrmex* Mayr, 1867, *Hypoponera* Santschi, 1938 e *Leptogenys* Roger, 1861, o que evidencia a heterogeneidade dos cariótipos desta subfamília. Em Ponerinae, a distribuição de números cromossômicos haploides é similar àquela observada em Formicidae por Lorite e Palomeque (2010). Essa diversidade pode ser consequência da posição basal (ou ancestral) desta subfamília (WARD, 2014), uma vez que esses cariótipos representam etapas de um processo evolutivo por meio de sucessivos rearranjos cromossômicos, observados através da composição dos cromossomos de algumas espécies estudadas (SANTOS et al,. 2010; 2012). Os gêneros-irmãos *Anochetus* e *Odontomachus* estão entre os mais estudados citogeneticamente, sendo o primeiro o mais diversificado. Apesar de a classificação de *Anochetus* e *Odontomachus* como gêneros distintos ser discutível, Santos et al. (2010) concluíram que ambos estão bem delimitados com base nos seus padrões cariotípicos distintos.

Figura 10.3 – Método cariográfico adaptado de IMAI et al.(1994). Uma vez que o genoma é considerado constante para toda a família Formicidae, um cromossomo de tamanho pequeno corresponde ao aumento no número de cromossomos. Borda 2KA: Limite superior para o número de cromossomos acrocêntricos em células diploides. Borda 2KM: Limite inferior para o número de cromossomos metacêntricos em células diploides. C Fis = Fissão Cêntrica, C Fus = Fusão Cêntrica, P Fis = Fissão Pericêntrica, P Fus =Fusão Pericêntrica, AM inv =Inversão Acrocêntrico-Metacêntrico, MA inv: Inversão Metacêntrico-Acrocêntrico. Fonte: MARIANO et al., 2012.

Para as cinco subfamílias que, adicionadas à Ponerinae, compõem o grupo poneromorfas, são conhecidos apenas 39 números cromossômicos. A distribuição dos valores é desigual, uma vez que alguns gêneros são representados por apenas uma espécie e a maior parte das informações representa a subfamília Ectatomminae. Mesmo sendo essa uma amostra menor, também é um espelho da diversidade de números cromossômicos observada em Formicidae (Figura 10.5).

A variação compreende não só o número, mas também a morfologia dos cromossomos. É possível observar cromossomos de morfologia diversa distribuídos nos cariótipos das espécies das seis subfamílias estudadas (Tabela10.I, Figura 10.6).

Estudos de caso

Vinte e nove espécies da subfamília Ectatomminae têm seus cromossomos conhecidos e estas apresentam uma variação de número diploide de 2n=16-52. Existem dados citogenéticos para os quatro gêneros agrupados nesta subfamília e dois destes apresentam variação cromossômica intraespecífica: *Rhytidoponera metallica* (Smith, 1858) e *Typhlomyrmex rogenhoferi* Mayr, 1862. Os cariótipos diploides com 2n=22-46 encontrados em *R. metallica* (Tabela 1) são considerados produtos de rearranjos resultantes de eventos de fissão cêntrica, translocação e inversões pericêntricas; dois grupos de cariótipos foram definidos pelos autores, porém operárias de colônias com cariótipos distintos foram consideradas morfologicamente similares. Diante desses resultados, os autores sugerem a ocorrência de dois grupos cariotípicos distintos, nos quais predominam diferentes tipos de rearranjos cromossômicos e apontam a ocorrência de espécies-irmãs (IMAI et al., 1977). Em *T. rogenhoferi,* os três cariótipos encontrados correspondem a uma clina geográfica na qual os

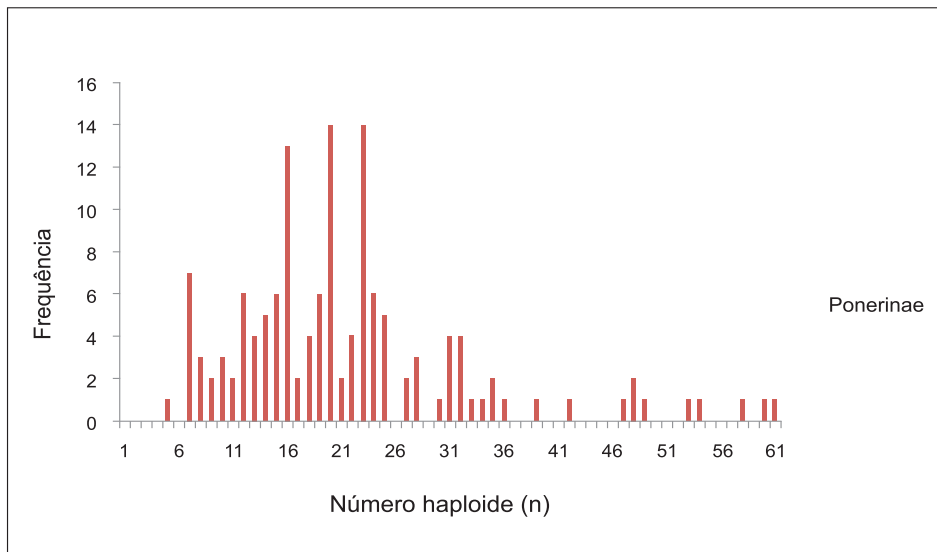
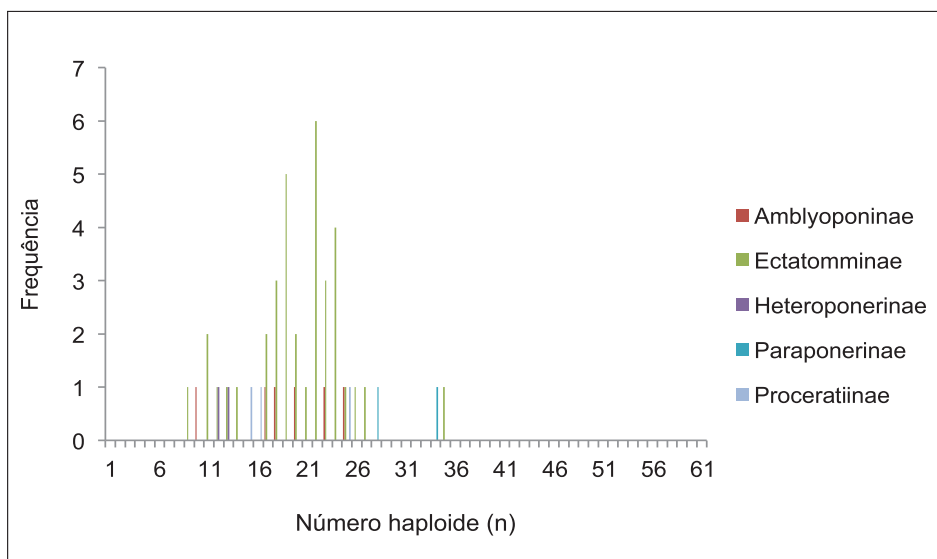
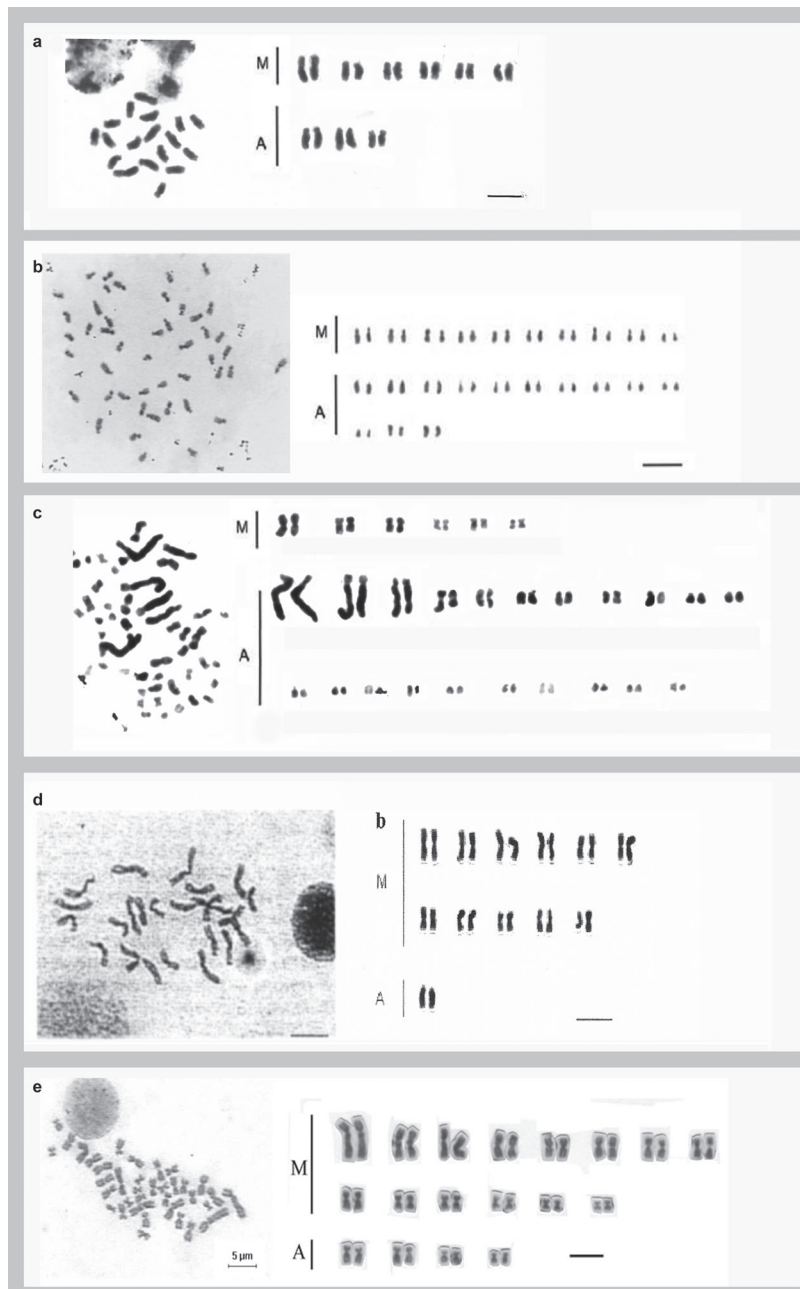
Figura 10.4 – Frequência do número haploide de cromossomos das espécies que compõem a subfamília Ponerinae.

Fonte: Original

Figura 10.5 – Frequência do número haploide de cromossomos das espécies das outras cinco subfamílias de poneromorfas.

Fonte: Original

pontos de coleta são distantes cerca de 2.600km um do outro (Bahia-Pará-Guiana Francesa) com um aumento de um par cromossômico e a ocorrência, nos três cariótipos, de um par do tipo M assimétrico (MARIANO et al., 2006a). Segundo os autores, a variação observada sugere a ocorrência de eventos de fissão cêntrica como favorecedores da divergência dos cariótipos. Como não foram realizadas investigações complementares com essas populações, como, por exemplo, estudos morfológicos e moleculares, não é possível avaliar o quanto esses cariótipos podem contribuir na diferenciação dessas espécies (MARIANO et al., 2006a).

No cariógrafo (Figura 10.7), os cariótipos de Ectatomminae tendem em direção ao aumento no número de cromossomos por meio de processos de fissão cêntrica, um fenômeno observado para todos os gêneros, especialmente nas espécies de *Ectatomma*, cuja distribuição de pontos no cariógrafo ilustra claramente a tendência apontada.

Figura 10.6 – Placas metafásicas de espécies de diferentes subfamílias agrupadas em poneromorfas. Em a) Amblyoponinae - *Stigmatomma cleae;* b) Ectatomminae - *Ectatomma permagnum*; c) Paraponerinae - *Paraponera clavata*, d) Heteroponerinae - *Heteroponera dolo*; e) Ponerinae - *Neoponera apicalis*;

Fonte: a) Original; b) Barros et al. 2008; c) Original; d) Borges et al. 2004; e) Original.

Sobre a composição dos cariótipos, observamos que naqueles compostos por número cromossômico elevado [de acordo com o critério de Imai et al.,1984 (n>11)] a morfologia dos cromossomos é majoritariamente submetacêntrica e acrocêntrica e esses cariótipos originaram-se de processos de rearranjos como fissão cêntrica seguida ou não de inversão pericêntrica (A-M ou M-A), as quais também podem ser responsáveis ou coadjuvantes em processos de especiação, particularmente nos casos de complexos de espécies crípticas comuns em Ponerinae (nos gêneros *Neoponera* e *Pseudoponera*). Cariótipos com elevado número de cromossomos são típicos das espécies de *Pachycondyla* (*P. crassinoda, P. harpax, P. impressa* e *P. striata*) e *Dinoponera*, considerado por Schmidt e Shattuck (2014) gênero irmão de *Pachycondyla*.

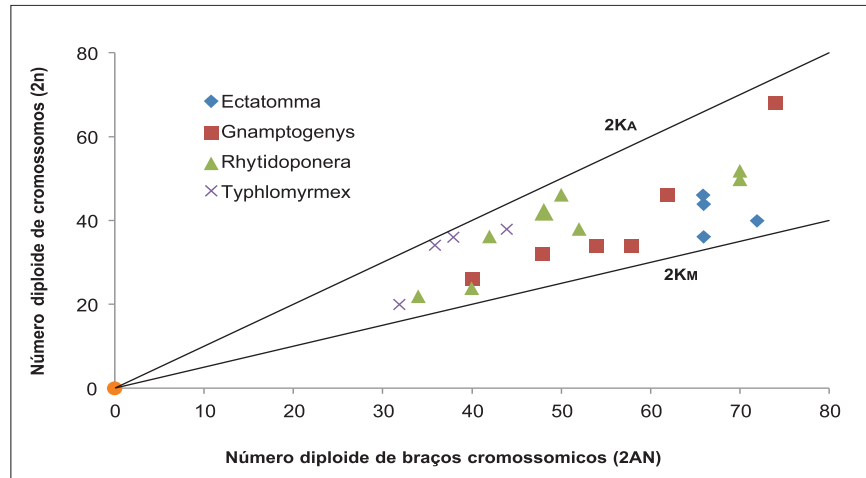
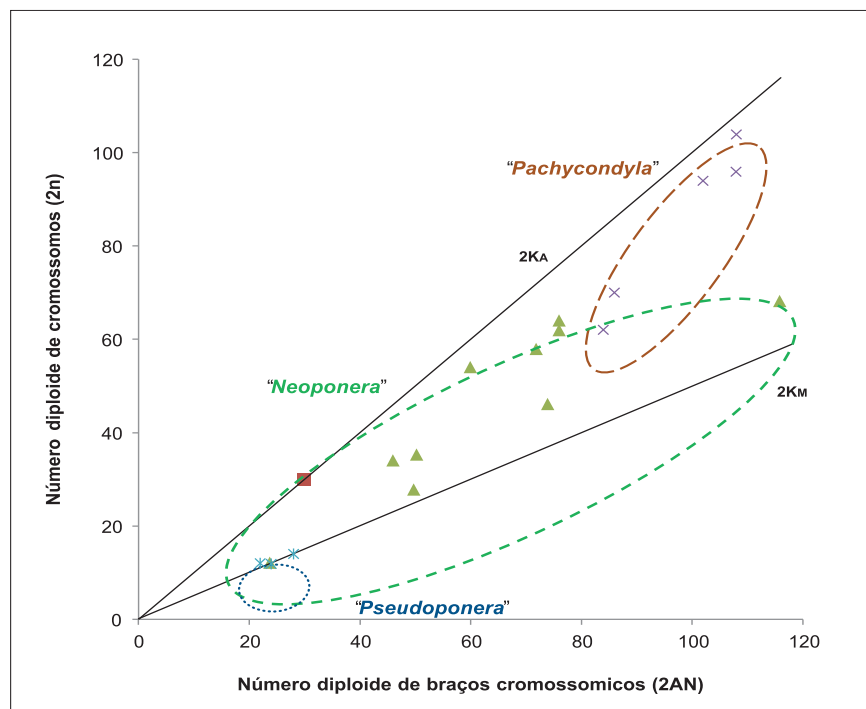
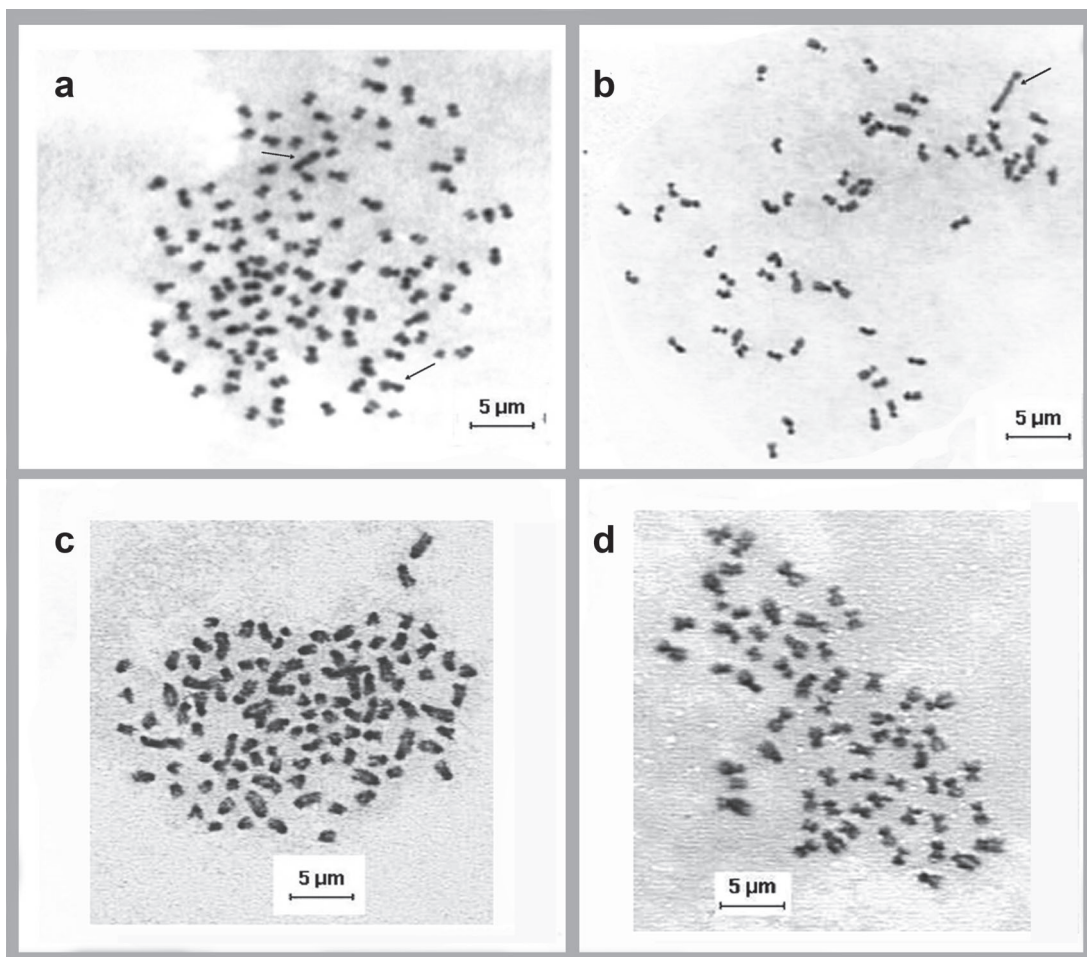
Figura 10.7 – Cariógrafo de espécies da subfamília Ectatomminae. Os símbolos representam gêneros distintos, indicados na legenda.

Fonte: Original

Figura 10.8 – Cariógrafo de espécies neotropicais anteriormente alocadas no gênero *Pachycondyla*. As elipses circulam grupos de espécies mais representativos. O ponto isolado (quadrado) representa o único táxon não incorporado em algum desses grupos.

Fonte: Mariano et al., 2012.

A confirmação da polifilia do gênero *Pachycondyla* (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014) foi amparada também por dados citogenéticos (MARIANO et al., 2012), os quais indicavam agrupamentos em espécies neotropicais de Ponerinae alocadas no gênero *Pachycondyla* (MARIANO et al., 2012; Figura 10.8). A observação dos cariótipos revela similaridade entre as espécies *Pachycondyla crassinoda* (LATREILLE, 1802), *Pachycondyla harpax* (FABRICIUS, 1804), *Pachycondyla impressa* Roger, 1861 e *Pachycondyla striata* Smith, 1858, as quais se distribuem em um espaço bem definido no cariógrafo, representativo para espécies neotropicais anteriormente alocadas em *Pachycondyla* (MARIANO et al., 2012; Figura 10.8).

Placas metafásicas de espécies de *Dinoponera* e *Pachycondyla* estão ilustradas na Figura 10.9. Além destas espécies, *Bothroponera rubiginosa* (EMERY, 1889) e *Neoponera metanotalis* (LUEDERWALDT, 1918) também possuem cariótipos compostos por elevado número de pequenos cromossomos acrocêntricos (IMAI et al., 1984a MARIANO et al., 2012). Diante da posição filogenética desses dois gêneros (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014) seria possível inferir que o número de cromossomos é que determina a composição dos cariótipos, independente do grupo taxonômico. Porém, como apenas uma das 27 espécies de *Bothroponera* descritas apresenta esse cariótipo e pelo fato dos cariótipos conhecidos das espécies de *Neoponera* serem muito variáveis (ver discussão adiante), a hipótese do não agrupamento apresentada acima ainda não pode ser comprovada.

Das oito espécies descritas do gênero *Dinoponera* (LENHART et al., 2013), cinco têm os números cromossômicos conhecidos (SANTOS et al., 2012, Tabela 10.I). Este é o gênero mais próximo de *Pachycondyla*, assim ambos compartilham características ecológicas, morfológicas e moleculares, além de citogenéticas (SANTOS et al., 2012; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Além do elevado número cromossômico, estes cariótipos apresentam um par de cromossomos pseudo acrocêntrico incomum em formigas (SANTOS et al., 2012, Figura 10.10). Este par cromossômico é caracterizado pela morfologia particular: os cromossomos possuem tamanho maior que os outros do complemento, com um braço curto heterocromático e um grande bloco heterocromático no final do braço longo, o qual pode ser o resultado de processo de fissão cêntrica seguida de adição de heterocromatina (MARIANO et al., 2008). Análises acerca da composição destes cromossomos em *D. lucida* apontam, na região mediana desses cromossomos, a presença de genes ribossomais confirmados por

Figura 10.9 – Placas metafásicas de espécies de *Dinoponera* e *Pachycondyla.* Em a) *Dinoponera australis;* b) *Dinoponera lucida,* c) *Pachycondyla striata;* d) *Pachycondyla crassinoda;*

Fonte: a) e b) Santos et al. 2012; c) e d) Mariano et al. 2006b.

métodos de marcação direta e indireta (MARIANO et al., 2008; BARROS et al., 2009) e indicam que este é um cromossomo promissor a ser utilizado como um marcador citotaxonômico, uma vez que é exclusivo deste gênero.

Com 57 espécies válidas, o gênero *Neoponera*, de distribuição neotropical, é, dentre os poneríneos, aquele que apresenta espécies com morfologia, ecologia e comportamento dos mais variados (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). A maior parte das espécies tem nidificação arborícola, mas também são encontradas em frutos secos de cacau (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014; CASTAÑO-MENESES et al., 2014), cascas de árvores, cavidades de troncos em decomposição no solo e cupinzeiros abandonados (Mariano, dados não publicados). São conhecidos os cariótipos de catorze espécies e para algumas destas espécies ao menos dois cariótipos podem ser observados, uma variação geralmente decorrente da distribuição geográfica da espécie, a qual soma um total de 26 cariótipos para as 14 espécies já estudadas.

As espécies *Neoponera apicalis* (Latreille, 1802) e *Neoponera verenae* Forel 1822 compartilham caracteres ecológicos e biológicos bastante parecidos (FRESNEAU, 1994). Não existe nenhum polimorfismo entre as operárias e a morfologia da rainha é bastante semelhante àquela das operárias. Outra característica que elas possuem em comum é a ausência de comportamento de construção que resulta em uma estratégia oportunista de nidificação em cavidades pré-existentes para as quais certamente espécies dos dois conjuntos competem quando vivem em simpatria (DELABIE et al., 1997). Nas matas úmidas com bastante sombra, essas formigas nidificam geralmente em tocos ocos de árvores mortas, onde as condições de umidade e luminosidade são adequadas (DELABIE et al., 2008). Essas espécies representam interessantes questões evolutivas baseadas em dados biogeográficos. A coexistência de duas formas em ambientes terrestres na região Neotropical (WILD, 2005) sugere a ocorrência de dois complexos de espécies crípticas de distribuição alopátrica (DELABIE et al., 2008) com base nas informações citogenéticas (Figura 10.11). Considerando-se *N. apicalis* e *N. verenae* como complexos de espécies, estes formam grupos irmãos que provavelmente evoluíram independentemente devido a mecanismos citológicos como fissões cêntricas e inversões pericêntricas documentadas nos cariótipos conhecidos e observadas na análise cariográfica (Figura 10.12). Nesta figura, os cariótipos apresentam uma tendência em direção ao aumento do número cromossômico, porém, por meio de processos distintos: fissões cêntricas seguidas de inversões pericêntricas do tipo AM para *N. apicalis* e fissões cêntricas com poucos processos de inversão para *N. verenae*, espécies cujos cariótipos são compostos, em sua maioria, por cromossomos acrocêntricos.

A tendência observada no gênero *Neoponera* exemplifica um modelo de evolução que vai ao encontro daquele proposto por Imai et al (1994): os cariótipos sofrem ciclos sucessivos de rearranjos com tendência ao aumento do número cromossômico por fissão cêntrica (Figura 10.13), são bastante heterogêneos, porém alguns agrupamentos são presentes.

Baixo número, grandes cromossomos

Assim como nos cariótipos compostos por elevados números cromossômicos discutidos acima, naqueles compostos por $n \leq 11$ a maior parte dos cromossomos é do tipo M, são grandes e frequentemente relatados como cariótipos com uma origem recente e passíveis de sofrerem rearranjos do tipo fissão cêntrica (Figura 10.14). Este padrão é encontrado em Amblyoponinae

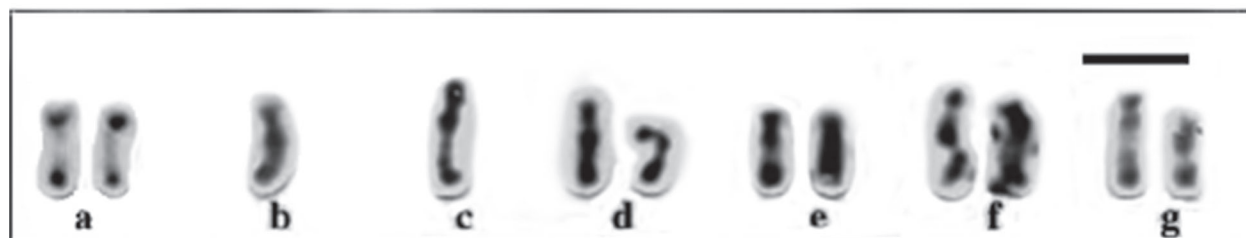
Figura 10.10 – Representação do par de cromossomos A^{MT} presente em espécies do gênero *Dinoponera*.

Fonte: Mariano et al., 2008.

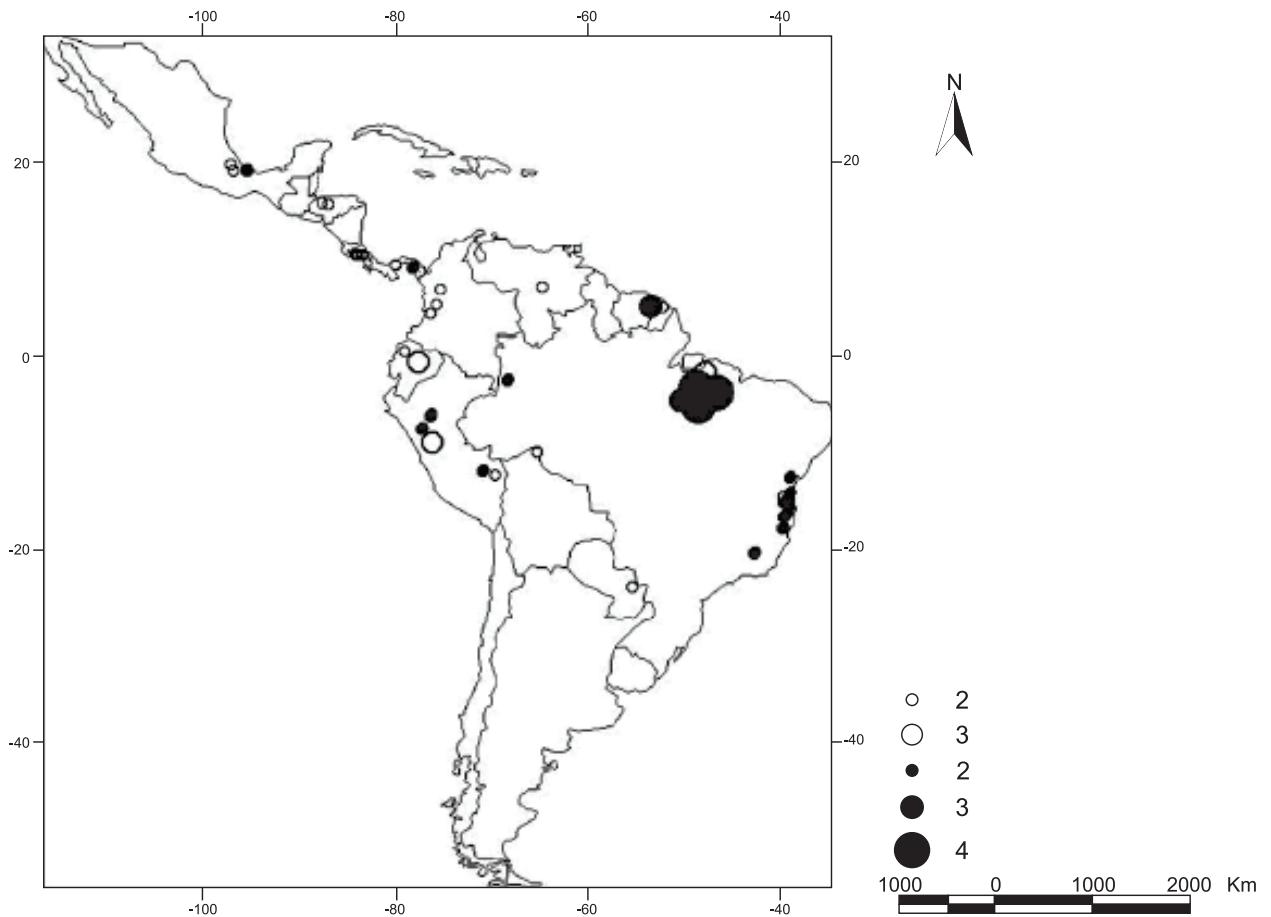
Figura 10.11 – Mapa de distribuição de localidades nas quais é verificada a simpatria entre vários táxons de *N. apicalis* e *N. verenae.* Os casos de simetria envolvendo o maior número de espécies estão distribuídos entre as latitudes 5^0N e 10^0S. O diâmetro dos círculos é proporcional ao número de táxons. Círculos cheios: dados da fonte de referência; círculos vazios: dados de Wild (2005).

Fonte: Delabie et al., 2008

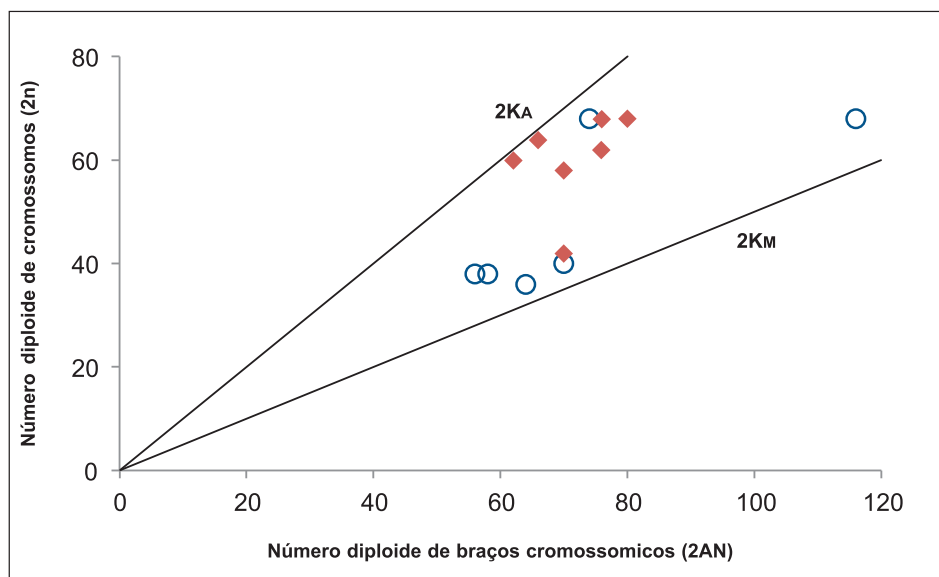
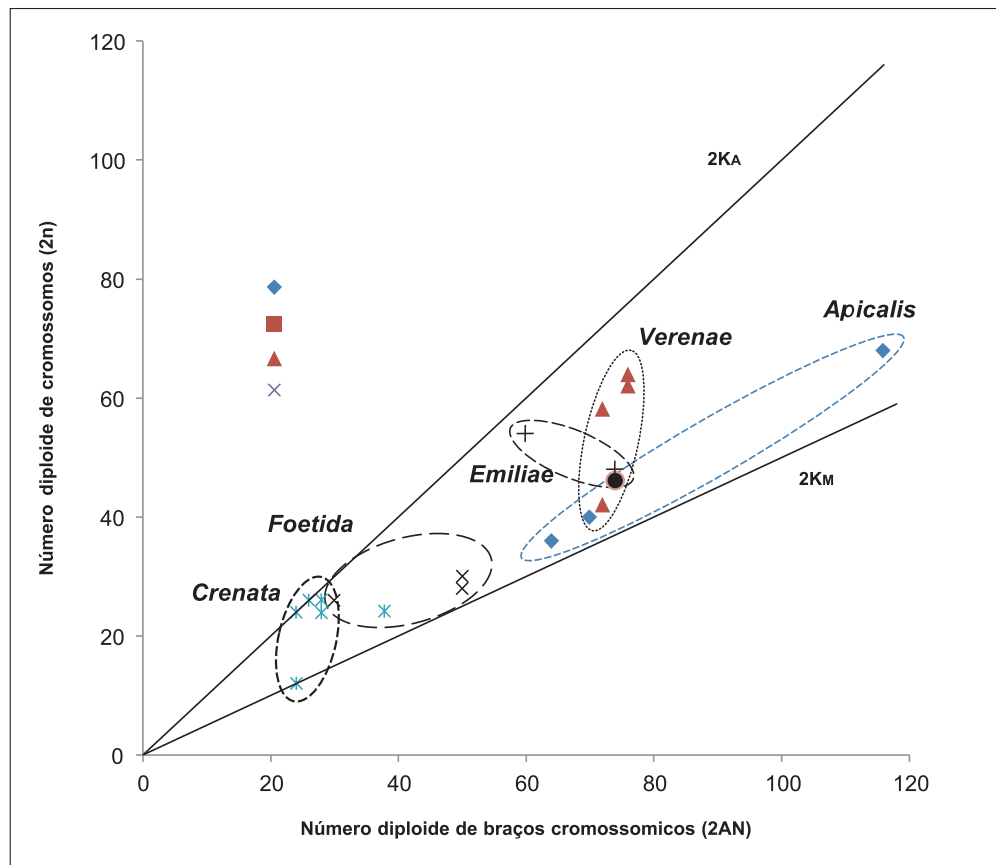
Figura 10.12 – Cariógrafo de *N. apicalis* e *N. verenae*. Os círculos representam os cariótipos de *N. apicalis* e os losangos os cariótipos de *N. verenae*.

Fonte: Original

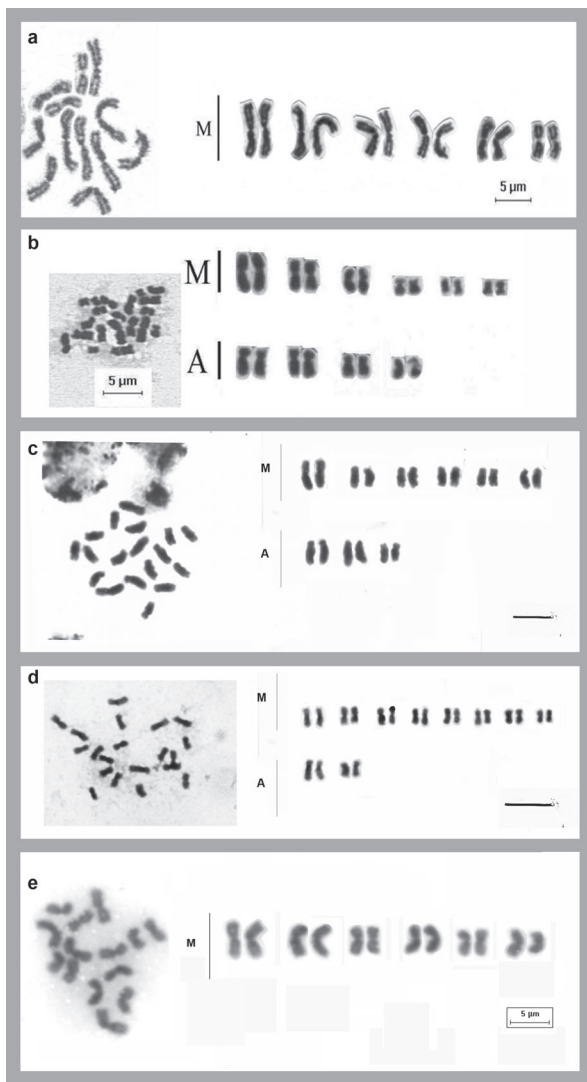
Figura 10.13 – Cariógrafo de agrupamentos de espécies de *Neoponera* neotropicais. Os círculos elíptcos As elipses circulam os grupos mais representativos; um círculo preto isolado representa uma única espécie, *Neoponera marginata* que não está incorporada em algum grupo.

Fonte: Mariano et al., 2012.

(*Stigmatomma cleae* LACAU; DELABIE, 2002), Ectatomminae (*Gnamptogenys* spp., *Typhlomyrmex meire* LACAU, VILLEMANT; DELABIE, 2004), Heteroponerinae (*Heteroponera relicta* WHEELER, 1915) e Ponerinae [*Pseudoponera gilberti* (KEMPF, 1960), *Pseudoponera stigma* (Fabricius, 1804) e *Pseudoponera succedanea* (ROGER, 1863); *Brachyponera lutea* (MAYR, 1862) e *Brachyponera luteipes* (MAYR, 1862); *Cryptopone rotundiceps* (EMERY, 1914) e *Cryptopone sinensis* WANG, 1992; *Neoponera unidentata* (MAYR, 1862); *Ponera scabra* WHEELER, 1928 e *Thaumatomyrmex* sp. 1 (Tabela 10.I). Baixo número cromossômico aparece também nos gêneros *Diacamma*, *Ectomomyrmex* e *Platythyrea*, porém esses cariótipos não são conhecidos.

Considerações finais

Estes exemplos ilustram a heterogeneidade cariotípica em poneromorfas, sustentam a parafilia do gênero *Pachycondyla* definida por Schmidt e Shattuck (2014), contribuindo para a compreensão do "problema *Pachycondyla*" (WARD, 2011) e reforçam a condição ancestral da subfamília Ponerinae, uma vez que grupos distintos seguem padrões evolutivos únicos (Figura 10.14).

Alguns desses padrões não são exclusivos para as espécies apresentadas aqui, pois são observados em cariótipos de espécies do gênero *Myrmecia* (IMAI et al., 1994), em um estudo que representa o melhor exemplo da aplicação da citotaxonomia (LORITE; PALOMEQUE, 2010) e reforça a ocorrência de diferentes padrões evolutivos em insetos. Outro exemplo, o estudo de espécies neotropicais anteriormente alocadas em *Pachycondyla* cujos resultados foram analisados por meio do método cariográfico (Figura 10.8) mostra diversos agrupamentos que dão suporte à parafilia deste gênero: *Pachycondyla "stricto sensu"* (muitos cromossomos acrocêntricos), *Pseudoponera*

Figura 10.14 – Placas metafásicas de espécies c/ n≤11. a) *Neoponera unidentata*; b) *Typhlomyrmex meire*; c) *Stigmatomma cleae*; d) *Gnamptogenys* sp; e) *Pseudoponera succedanea;*

Fonte: a), c), d), e) – imagens originais; b) Mariano et al. 2006a.

(predominância de poucos cromossomos metacêntricos) e a variação encontrada em *Neoponera*. A distribuição dos pontos sugere que os rearranjos mais frequentes nestes cariótipos foram fissões cêntricas e inversões pericêntricas do tipo A-M e estes rearranjos favorecem um aumento no número cromossômico.

A partir dessas observações podemos verificar a importância da fissão cêntrica como um mecanismo que, ao diminuir a probabilidade de ocorrência de interações entre cromossomos não-homólogos, é um processo favorecido pela seleção (IMAI et al., 1986, 1988, 1994, 2001). Neste cenário, a evolução cromossômica em Formicidae, assim como em Ponerinae, tende ao aumento do número cromossômico, mais que o processo inverso, o de fusão cromossômica.

A diversidade de cariótipos encontrada nas espécies de Ponerinae tem suporte na antiguidade da subfamília e reforça a tendência observada nos cariótipos de Formicidae: o aumento e a diversificação do número cromossômico e da morfologia em uma subfamília basal contrastam com a baixa variação em gêneros de subfamílias mais derivadas como Formicinae e Myrmicinae (WARD, 2014). O mesmo fenômeno de diversidade cariotípica observado nas Myrmeciinae australianas (IMAI et al., 1994) leva à ideia muito discutida da condição basal dessas duas subfamílias que não encontra suporte nas filogenias moleculares e morfológicas recentes (MOREAU et al., 2006; WARD, 2014). Em formigas, é reconhecida a ocorrência de complexos de espécies crípticas e espécies-irmãs, espécies morfologicamente pouco distintas com divergência recente (espécies-irmãs) ou que mantêm caracteres convergentes e que não são diferenciadas por meio dos métodos tradicionais de identificação (espécies crípticas) (BICKFORD et al., 2006; SEIFERT, 2009). Nessas espécies, caracteres como o comportamento, a assinatura química e a composição do cariótipo, por exemplo, atuam como mecanismos de isolamento reprodutivo (exemplos em LUCAS et al., 2002). Como este fenômeno tem sido relatado para formigas e outros organismos (LUKHTANOV et al., 2011 por exemplo) é provável que, assim como os conceitos de espécie, múltiplos processos de especiação ocorram constantemente (MAYR, 2001). Nesse contexto, a aplicação de diversos critérios de reconhecimento e descrição de espécies é justificável e estes critérios são testados usando uma abordagem integrativa, a qual consiste na aplicação de estudos complementares como genética molecular, ecologia, comportamento, química e citogenética, entre outras disciplinas (SCHLICK-STEINER et al., 2010), um consenso entre vários autores (PADIAL; LA RIVA, 2010; CRISTIANO et al., 2013). Uma vez que a validade das espécies é reconhecida por outros métodos, a citogenética pode contribuir para o estudo da definição da origem e limite das espécies, contribuindo para a classificação de grupos de formigas cuja delimitação ainda não é bem estabelecida e também para a compreensão das relações de parentesco entre as formigas poneromorfas.

TABELA 10.I – Dados citogenéticos de poneromorfas; as informações publicadas estão referenciadas na coluna FONTE

Subfamília/Espécie	2n	n	Cariótipo diploide	Origem	FONTE
Amblyoponinae					
Amblyopone cf. fortis	44	22	20A + 24M	Austrália	1
Amblyopone australis	48	24	22A + 26M	Austrália	1
Mystrium camillae	32	16	ND	Malásia (Sarawak)	2
Stigmatomma cleae	18	9	12M + 6A	Brasil-BA	NP
Stigmatomma reclinatum	38	19	ND	Malásia	3
Ectatomminae					
Ectatomma brunneum	44	22	22M+22A	Brasil-BA	4
Ectatomma edentatum	46	23	ND	Brasil-MG	4
Ectatomma muticum	-	20	32M+ 8A	Brasil-BA	4
Ectatomma permagnum	46	23	20M+ 26A	Brasil-BA	4
Ectatomma tuberculatum	36	18	30M+6A	Brasil-BA	4
Gnamptogenys annulata	68	34	6M+ 62A	Brasil-BA	5
Gnamptogenys binghami	-	22	ND	Malásia	3
Gnamptogenys menadensis	42	21	ND	Malásia	3
Gnamptogenys moelleri	34	17	20M + 14A	Brasil-BA	NP
Gnamptogenys pleurodon	32	16	ND	Guiana Francesa	NP
Gnamptogenys sp. nv.	46	23	16M + 30A	Brasil-BA	5
Gnamptogenys sp1	26	13	14M + 12A	Costa Rica	NP
Gnamptogenys sp2	32	16	16M + 16A	Costa Rica	NP
Gnamptogenys sp. 1	42	21	ND	Malásia, Cingapura	3, 6
Gnamptogenys sp. 2	36	18	ND	Malásia, Cingapura	3, 6
Gnamptogenys sp. 1	36	18	ND	Brasil-BA	NP
Gnamptogenys sp. 2	16	8	ND	Brasil-BA	NP
Gnamptogenys striatula	34	17	24M + 10A	Brasil-BA, MG	5
Gnamptogenys triangularis	20	10	ND	Guiana Francesa	NP
Rhytidoponera aciculata	52	26	18M + 34A	Austrália	1
Rhytidoponera chalybaea	42	21	6M + 36A	Austrália	1
Rhytidoponera impressa	42	21	6M + 36A	Austrália	1
Rhytidoponera maniae	44-48	-	Polimorfismo	Austrália	1
Rhytidoponera mayri	50	25	20M + 30A	Austrália	1
Rhytidoponera metallica	22	11	12M + 10A	Austrália	1
Rhytidoponera metallica	24	12	16M + 8A	Austrália	1
Rhytidoponera metallica	36	18	6M + 30A	Austrália	1
Rhytidoponera metallica	42	21	ND	Austrália	1
Rhytidoponera metallica	46	23	4M + 42A	Austrália	1
Rhytidoponera purpurea	38	19	14M+ 24A	Austrália	1
Rhytidoponera victoriae	42	21	ND	Austrália	1
Typhlomyrmex meire	20	10	12M + 8A	Brasil-BA	7
Typhlomyrmex rogenhoferi	38	19	6M + 32A	Brasil-BA	7
Typhlomyrmex rogenhoferi	34	17	2M + 32A	Brasil-PA	7
Typhlomyrmex rogenhoferi	36	18	2M + 34A	Guiana Francesa	7
Heteroponerinae					
Heteroponera dollo	24	12	22M + 2A	Brasil-MG	8
Heteroponera relicta	22	11	2A + 20M	Austrália	1
Paraponerinae					
Paraponera clavata	66	33	66A?	Brasil-MT	9
Paraponera clavata	54	27	12M + 42A	Brasil-PA	9
Ponerinae					
Anochetus altisquanis	30	15	*16M + 14A	Brasil-BA	10
Anochetus horridus	46	23	*14M + 32A	Guiana Francesa	10
Anochetus emarginatus	28	14	ND	Brasil-MG	NP
Anochetus graeffei	30	15	ND	Indonésia	11
Anochetus graeffei	38	19	ND	Índia	12

Subfamília/Espécie	2n	n	Cariótipo diploide	Origem	FONTE
Anochetus madaraszi	28	14	ND	Índia	12
Anochetus modicus	30	15	ND	Indonésia	11
Anochetus yerburyi	30	15	ND	Índia	12
Anochetus sp.	34	17	ND	Sarawak	2
Anochetus sp.1	24	12	ND	Malásia, Cingapura	6
Anochetus sp. 2		19	ND	Malásia, Cingapura	6
Anochetus sp. 4	30	15	ND	Índia	12
Anochetus sp. 5	34	17	ND	Índia	12
Bothroponera rubiginosa	76	38	18M + 58A	Índia	12
Bothroponera sp. 1	48	24	48A	Índia	12
Bothroponera sp.2	60	30	36M + 24A	Austrália	1
Bothroponera sp. 2	52	26	14M + 38A	Índia	12
Brachyponera chinensis	22	11	20M + 2A	Japão	17
Brachyponera lutea	16	8	8M + 8A	Austrália	1
Brachyponera luteipes	22	11	20M + 2A	Índia	12
Brachyponera sp.	22	11	ND	Malásia, Cingapura	6
Centromyrmex feae	44	22	ND	Índia	12
Cryptopone rotundiceps	12	6	6M + 6A	Austrália	1
Cryptopone sauteri	28	14	24A + 4M	Japão	17
Cryptopone testacea	18	9	ND	Malásia (Sarawak)	2, 3
Diacamma ceylonense	10	5	ND	Índia	22
Diacamma indicum	14	7	*10M + 4A	Índia	22
Diacamma 'nilgirl'	10	5	ND	Índia	22
Diacamma vagans	-	7	ND	Índia	12
Diacamma sp.	66	33	ND	Indonésia	11
Diacamma sp.	36	18	ND	Malásia, Cingapura	6
Diacamma sp.	58	29	ND	Malásia (Sarawak)	2
Diacamma sp. 1	44	22	ND	Malásia	3
Diacama sp. 2	30	15	ND	Índia	12
Dinoponera australis	114	57		Brasil-MG	13
Dinoponera gigantea	82	41		Brasil-PA	13
Dinoponera lucida	106, 118, 120	53	18M + 88A	Brasil-BA, ES	13
Dinoponera longipes	62	31	ND	Brasil-AC	NP
Dinoponera quadriceps	92	46	ND	Brasil-BA, SE	13
Ectomomyrmex astutus	18	9	ND	Indonésia	11
Ectomomyrmex astutus	22	11	ND	Indonésia	11
Ectomomyrmex leeuwenhoeki	16	8	ND	Malásia	3
Ectomomyrmex sp.	38	19	ND	Índia	12
Hypoponera confinis	38	19	ND	Indonésia	11
Hypoponera pruinosa	24	12	ND	Malásia, Indonésia	3, 11
Hypoponera sp.	38	19	ND	Austrália	1
Hypoponera sp.	38	19	ND	Austrália	1
Hypoponera sp. 2	38	19	ND	Malásia	3
Hypoponera sp. 2	38	19	6M + 32A	Brasil-MG	NP
Hypoponera sp. 2	38	19	ND	Brasil-MG	NP
Hypoponera sp3	36	18	ND	Malásia	3
Leptogenys borneensis	46	23	ND	Malásia	3
Leptogenys diminuta	38	19	ND	Malásia, Índia	3, 12
Leptogenys diminuta	32	16	ND	Indonésia	11
Leptogenys hysterica	26	13	ND	Índia	12
Leptogenys iridescens	46	23	ND	Malásia, Indonésia	3, 11

Subfamília/Espécie	2n	n	Cariótipo diploide	Origem	FONTE
Leptogenys kraepelini	26	13	ND	Indonésia	11
Leptogenys minchini	52	26	ND	Índia	12
Leptogenys myops	48	24	ND	Sarawak, Malásia, Indonésia	2, 3, 11
Leptogenys ocellifera	46	23	ND	Índia	12
Leptogenys peuqueti	54	27	ND	Indonésia	11
Leptogenys unistimulosa	42	21	ND	Brasil-BA	NP
Leptogenys vogeli	30	15	ND	Brasil-BA	NP
Leptogenys sp.	54	27	ND	Sarawak	2
Leptogenys sp. 1	38	19	ND	Malásia, Cingapura	6
Leptogenys sp. 2	48	24	ND	Malásia, Cingapura	6
Leptogenys sp. 5	30	15	ND	Índia	12
Mayaponera constricta	30	15	30A	Brasil-BA	
Mesoponera rubra	20	10	ND	Malásia (Sarawak) Indonésia	2, 3, 11
Neoponera apicalis (Ilhéus)	36	18	28M + 8A	Brasil-BA	14
Neoponera apicalis (Belmonte)	40	20	30M + 10A	Brasil-BA	14
Neoponera apicalis (Uruçuca)	68	34	48M + 20A	Brasil-BA	14
Neoponera apicalis	38	19	16M + 22A	México	NP
Neoponera apicalis	38	19	20M + 18A	Guiana Francesa	NP
Neoponera apicalis	68	34	6M + 62A	Guiana Francesa	NP
Neoponera bactronica (Ilhéus)	26	13	6M + 20A	Brasil-BA	14
Neoponera bactronica (Una)	28	14	22M + 6A	Brasil-BA	14
Neoponera carinulata	24	12	4M + 22A	Brasil-BA	14
Neoponera concava	54		6M + 48A	Brasil: BA	14
Neoponera crenata	26	13	2M + 24A	Brasil-MG	14
Neoponera goeldii	24	12	24A	Guiana Francesa	14
Neoponera inversa	30	15	20M + 10A	Brasil-BA	14
Neoponera marginata	46	23	28M + 18A	Brasil-MG	14
Neoponera metanotalis	70	35	16M + 54A	Brasil: BA	14
Neoponera moesta	26	13	26A	Brasil-MG	14
Neoponera unidentata	12	6	12M	Brasil-BA	14
Neoponera venusta	48	24	26M + 22A	Brasil-MG	14
Neoponera verenae (Ilhéus)	42	21	30M + 10A	Brasil-BA	14
Neoponera verenae	58-60	30	12M + 46-48A	Brasil-MG	14
Neoponera verenae (Ilhéus)	62	31	14M + 48A	Brasil-BA	14
Neoponera verenae	64	32	12M + 52A	Brasil-SP	14
Neoponera verenae	68	34	12M + 56A	Guiana Francesa	NP
Neoponera verenae	68	34	8M + 60A	Guiana Francesa	NP
Neoponera verenae	60	30	12M + 48A	Guiana Francesa	NP
Neoponera villosa	34	17	12M + 22A	Brasil-BA	14
Odontomachus affinis	44	22	*44A	Brasil-BA	23
Odontomachus bauri	44	22	*44A	Brasil-BA	23
Odontomachus biumbonatus	44	22	*44A	Brasil-BA	23
Odontmachus chelifer	44	22	*4M + 40A	Brasil-BA	10
Odontomachus haematodus	44	22	44A	Brasil-BA	15
Odontomachus hastatus	44	22	*4M + 40A	Guiana Francesa	16
Odontomachus latidens	30	15	ND	Malásia	3
Odontomachus latidens	32	16	ND	Indonésia	11
Odontomachus meinerti	44	22	*4M + 40A	Brasil-BA	10
Odontomachus rixosus	30	15	ND	Malásia	3
Odontomachus scalptus	44	22	44A	Guiana Francesa	16
Odontomachus simillimus	44	22	44A	Sarawak, Malásia, Indonésia	2, 3, 11
Odontomachus sp.	44	22	44A	Brasil-MG	NP
Odontomachus sp. 1	44	22	22A	Malásia, Cingapura	6
Odontomachus sp. 1	44	22	$4A^{M}$ + 40A	Austrália	1
Odontomachus sp. 2	30 + 1B	15	Polimorfismo	Malásia, Cingapura	6
Odontomachus sp. 3	44	22	ND	Malásia, Cingapura	6

Subfamília/Espécie	2n	n	Cariótipo diploide	Origem	FONTE
Odontoponera transversa	46	23	ND	Índia	12
Odontoponera transversa	42	21	ND	Indonésia	11
Pachycondyla crassinoda	62	31	ND	Brasil-BA	14
Pachycondyla harpax	96	48	ND	Brasil-BA	14
Pachycondyla impressa	94		8M + 86A	Brasil-BA	14
Pachycondyla striata	104	52	ND	Brasil-BA	14
Pachycondyla [*sensu* Brown, 1973] sp.	28	14	ND	Malásia, Cingapura	6
Pachycondyla [*sensu* Brown, 1973] sp.	22	11	ND	Malásia, Cingapura	6
Pachycondyla [*sensu* Brown, 1973] sp.	36	18	ND	Malásia, Cingapura	3, 6
Pachycondyla [*sensu* Brown, 1973] sp.	44	22	ND	Indonésia	11
Pachycondyla [*sensu* Brown, 1973] sp.	22+B	11	ND	Malásia, Cingapura	6
Pachycondyla [*sensu* Brown, 1973] sp.	36	18	ND	Malásia	3
Platy thyrea pilosula	40	20	ND	Guiana Francesa	NP
Platy thyrea quadridenta	18	9	ND	Malásia	3
Platy thyrea tricuspidata	94	47	ND	Malásia	3
Ponera japonica	12	6	ND	Malásia	3
Ponera scabra	7	4	2M + 2A	Japão	17
Ponera pensylvanica	12	6	ND	?	18
Ponera sp.	12	6	5M + 1A	Japão	19
Ponera sp.	12	6	ND	Indonésia	11
Pseudoneoponera rufipes	48	24	20M + 28A	Índia	12
Pseudoneoponera tridentata	28	14	ND	Malásia	3
Pseudoponera stigma	14	7	12M + 2A	Brasil-BA	14
Pseudoponera gilberti	12	6	12M	Brasil-BA	14
Pseudoponera succedanea	14	7	14M	Guiana Francesa	14
Rasopone arhuaca	36	18	36A	Guiana Francesa	14
Rasopone ferruginea	38	19	*16M+ 22A	Brasil-BA	20
Thaumatomyrmex contumax	60	30	*22M + 38A	Brasil-BA	NP
Thaumatomyrmex mutilatus	44	22	*12M +32A	Brasil-MG	NP
Thaumatomyrmex mutilatus	62	31	*20M + 42A	Brasil-BA	NP
Thaumatomyrmex mutilatus	34	17	*22M + 12A	Brasil-MS	NP
Thaumatomyrmex ferox	42	21	*4M +38A	Costa Rica	NP
Thaumatomyrmex sp. 1	20	10	*10M+ 10A	Brasil-BA	NP
Proceratiinae					
Discothyrea sp.	30	15	ND	Indonésia	11
Probolomyrmex sp.	28	14	ND	Austrália	21
Proceratium sp.	48	24	ND	Malásia (Sarawak)	2

NP= Mariano, C.S.F. Não Publicado

* = Adaptado da publicação original, nomenclatura de Levan et. al (1964)

Referências relacionadas na coluna FONTE da Tabela 1:

1 – IMAI, H. T; CROZIER R. H.; TAYLOR, R. W. Karyotype evolution in Australian ants. **Chromosoma,** v. 59, p. 341-393, 1977**.**

2 – TJAN, K.N.; IMAI, H.T.; KUBOTA, M.; BROWN Jr, W.L.; GOTWALD Jr, W.L.; YONG, H.-S.; LEH, C. Chromosome observations of Sarawak ants. **Annual Report National Institute of Genetic Japan**, v. 36, p. 57, 1986.

3– IMAI, H.T.; BROWN Jr, W.L.; KUBOTA, M.; YONG, H.; THO, Y.P. Chromosome observations on tropical ants from western Malaysia II. **Annual Report National Institute of Genetics, Japan**,v. 34, p. 66-69, 1983.

4 – BARROS, L. A. C.; MARIANO, C. S. F.; BORGES, D. S.; POMPOLO, S. G.; DELABIE, J. H. C. Cytogenetic studies of the Neotropical ant genus *Ectatomma* (Formicidae: Ectatomminae: Ectatommini). **Sociobiology**, v. 51, n. 3, p. 555-561, 2008.

5 – BORGES, D. S.; MARIANO, C. S. F.; DELABIE, J.H. C.; POMPOLO, S. G. Estudos citogenéticos em formigas neotropicais do gênero *Gnamptogenys* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 48, n. 4, p. 481-484, 2004a.

6 – GOÑI, B.; IMAI, H. T.; KUBOTA, M.; KONDO, M.; YONG, H.; THO, Y. P. Chromosome observations on tropical ants in western Malaysia and Singapore. **Annual Report National Institute of Genetics, Japan**, **v.** 32, p. 71-73, 1981.

7 – MARIANO, C. S. F.;LACAU, S.; POMPOLO, S. G.; SPOSITO, E. C.; BORGES, D. S.; DERGAM, J. A;.VILLEMANT, C.; DELABIE,J. H. C. Cytogenetic studies in the rare neotropical ant genus *Typhlomyrmex* (Ectatomminae: Typhlomyrmecini). **Sociobiology**, v. 47, n. 1, p. 225-234, 2006a.

8 – BORGES, D. S.; DELABIE, J.H. C.; MARIANO, C. S. F.; POMPOLO, S. G. Notes écologiques et étude cytogénétique de La fourmi néotropicale *Heteroponera dolo* (Roger, 1861) (Hymenoptera, Formicidae, Heteroponerinae).**Bulletin de la Société Entomologique de France**, v. 109, n. 3, p. 257-261, 2004b.

9 – COSTA, M.S.; MARIANO, C.S.F.; FERNANDES, A. M.; POMPOLO, S. G.; DELABIE, J. H. C.Variação cariotípica em populações distantes de *Paraponeraclavata*(Fabricius) (Formicidae, Paraponerinae). In: XVII SIMPÓSIO DE MIRMECOLOGIA, 2005, Campo Grande. **Resumos XVII Simpósio de Mirmecologia Biodiversidade e Conservação**. Campo Grande: 2005, p. 1-3.

10 – SANTOS, I. S.; COSTA, M. A.; MARIANO, C. S. F.; DELABIE, J. H. C.; ANDRADE-SOUZA, V.; SILVA J. G. A cytogenetic approach to the study of Neotropical *Odontomachus* and *Anochetus* ants (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 103, n. 3, p. 424-429, 2010.

11 - IMAI, H. T.; KUBOTA, M.; BROWN JR, W. L.; IHARA, M.; TOHARI, M.; PRANATA, R. I. Chromosome observations on tropical ants from Indonesia. **Annual Report National Institute of Genetics, Japan**, v. 35, p. 46-48, 1985.

12 - IMAI, H. T.; BARONI-URBANI, C.; KUBOTA, M.; SHARMA, G.; NARASIMHANNA, M. N.; DAS, B. C.; SHARMA, A. K.; SHARMA, A.; DEODIKAR, G. B.; VAIDYA, V. G.; RAJASEKARASETTY, M. R. Karyological survey of Indian ants. **Japanese Journal of Genetics**, v. 59, p. 1-32, 1984a.

13 - SANTOS, I. S.; DELABIE, J. H. C.; SILVA J. G.; COSTA, M. A.; BARROS, L. A. C.; POMPOLO, S.G.; MARIANO, C. S. F. Karyotype differentiation among four *Dinoponera* (Formicidae: Ponerinae) species. **Florida Entomologist**, v. 95, n. 3, p. 737-742, 2012

14 – MARIANO, C. S. F.; , POMPOLO, S. G.; SILVA, J. G.; DELABIE, J. H. C. Contribution of cytogenetics to the debate on the paraphyly of *Pachycondyla* spp. (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). **Psyche**, v. 2012, p. 1-9, 2012.

15 – SANTOS, I.S.; COSTA, M.A., MARIANO, C.F.S.; DELABIE, J.H.C.; SILVA, J.G. Análise citogenética em *Odontomachus haematodus* (Hymenoptera: Formicidae) de ocorrência no corredor central da Mata Atlântica. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GENÉTICA, 53, 2007, Águas de Lindoia. **Resumos do 53º Congresso Brasileiro de Genética**, Águas de Lindoia -SP, 2007, 53.

16 – MARIANO, C. S. F.; SANTOS, I. S.; GROC, S.; LEROY, C.; MALE, P-J.; RUIZ-GONZALEZ, M. X. ; CERDAN, P.; DEJEAN, A.; DELABIE, J. H. C. The karyotypes of *Gigantiops destructor* (Fabricius) and other ants from French Guiana (Formicidae). **Annales de la Société Entomologique de France**, v. 47, n. 1, p. 140-146, 2011.

17 - IMAI, H.T.; KUBOTA, M. Karyological studies of Japanese ants (Hymenoptera, Formicidae). III. Karyotypes of nine species in Ponerinae, Formicinae, and Myrmicinae. **Chromosoma**, v. 37, p. 193-200, 1972.

18 - HAUSCHTECK-JUNGEN, E.; JUNGEN, H. Ant chromosomes II. Karyotypes of western paleartic species. **Insectes Sociaux**, v. 30, p. 149-164,1983.

19 - IMAI, H.T. Karyological studies of Japanese ants I. Chromosome evolution and species differentiation in ants. **Science Report T.K.D. Sect. B.,** v. 206, p. 1-20, 1969.

20 - GUIMARÃES, I. N.; DELABIE, J. H. C.; FEITOSA, R. M.; MARIANO, C. S. F.. Cytogenetic characterization of *Pachycondyla ferruginea* (Fr. Smith,1858) and its position between the Neotropical *Pachycondyla* (FORMICIDAE; PONERINI). In: **XXI Simpósio de Mirmecologia an international ant meeting**. Fortaleza, 2013.

21 – CROZIER, R.H. The chromosomes of three Australian dacetine ant species (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche**, v. 75, n. 1, p. 87-90, 1968.

22 - KARNIK et al, 2010. Karyotype instability in the ponerine ant genus *Diacamma*. **Journal of Genetics**, Vol. 89, No. 2.

23 – SANTOS, I. S.; COSTA, M. A.; MARIANO, C. S. F.; DELABIE, J. H. C.; SILVA, J. G. Cytogenetic and molecular studies of species in the genera *Odontomachus* and *Anochetus*. *In:* XIX Simpósio Brasileiro de Mirmecologia e I Simpósio Franco-Brasileiro de Mirmecologia, 2009, Ouro Preto - MG. **Anais do XIX Simpósio Brasileiro de Mirmecologia**, 2009.

Referências

AGOSTI, D.; JOHNSON, N. F. Editors.2005. Antbase. **World Wide Web electronic publication**.antbase.org, version (05/2005). Acesso em 04/11/2014

BAIMAI, V. Heterochromatin accumulation and karyotypic evolution in some dipteraninsects. **Zoological Studies**, v. 37, n. 2, p. 75-88, 1998.

BARROS, L. A. C.; MARIANO, C. S. F.; BORGES, D. S.; POMPOLO, S. G.; DELABIE, J. H. C. Cytogenetic Studies of the Neotropical Ant Genus *Ectatomma*(Formicidae: Ectatomminae: Ectatommini). **Sociobiology**, v. 51, n. 3, p. 555-561, 2008.

BARROS, L. A. C.; MARIANO, C. S. F.; POMPOLO, S. G.; DELABIE, J. H. C. Hsc-FA and NOR bandings on chromosomes of the giant ant *Dinoponera lucida* Emery, 1901 (Hymenoptera: Formicidae). **Comparative Cytogenetics**, v. 3, n. 2, p. 97-102, 2009.

BICKFORD, D.; LOHMAN, D. J.; SODHI, N. S.; NG, P.K.L.; MEIER, R.; WINKER, K.; INGRAM, K. K.; DAS, I. Cryptic species as a window on diversity and conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, vol. 22, n..3, p. 148–155, 2006.

BOGART, J. P. Evolutionary Implications of Polyploidy in Amphibians and Reptiles. **Basic Life Sciences**, v. 13, p. 341-378, 1980.

BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v. 71, p. 1–370, 2003.

BOLTON, B. 2014. **An online catalog of the ants of the World**. Available from http://antcat.org. (accessed [13.vi.2014])

BORGES, D.S.; MARIANO, C.S.F.; DELABIE, J.H.C.; POMPOLO, S.G. Estudos citogenéticos em formigas neotropicais do gênero *Gnamptogenys* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 48, n. 4, p. 481-484, 2004a.

BORGES, D.S.; DELABIE, J.H.C.; MARIANO, C.S.F.; POMPOLO, S.G. Notes écologiques et étude cytogénétique de la fourmi néotropicale *Heteroponera dolo* (Roger, 1861) (Hymenoptera, Formicidae, Heteroponerinae). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, v. 109, n. 3, p. 257-261, 2004b.

CASTAÑO-MENESES, G.; PALACIOS-VARGAS, J.G.; DELABIE, J.H.C.; MARIANO, C.S.F. Springtails (Collembola) from nests of Ponerinae (Formicidae: Ponerinae) ants in Brazilian cacao plantations. **Florida Entomologist**, v. 97, n. 4, p. 1864-1866, 2014.

COSTA, M.S.; MARIANO, C.S.F.; FERNANDES, A. M.; POMPOLO, S. G.; DELABIE, J.H.C. Variação cariotípica em populações distantes de *Paraponera clavata* (Fabricius) (Formicidae, Paraponerinae). In: XVII SIMPÓSIO DE MIRMECOLOGIA, 2005, Campo Grande. **Resumos XVII SIMPÓSIO DE MIRMECOLOGIA Biodiversidade e Conservação**. Campo Grande: 2005, p. 1-3.

CRISTIANO, M.P.; CARDOSO, D.C.; FERNANDES-SALOMÃO, T.M. Cytogenetic and molecular analyses reveal a divergence between *Acromyrmex striatus* (Roger, 1863) and other congeneric species: taxonomic implications. **Plos One**, v. 8, n. 3, p.1-9, 2013.

CROZIER, R.H. The chromosomes of three Australian dacetine ants species (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche**, v. 75, n. 1, p. 87-90,1968.

CROZIER, R.H. **Animal Cytogenetics**. Ed. By: B. John, H. Bauer, S. Brown, H. Kayano, A. Levan; M. White. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 3. 94 p. 1975.

DELABIE, J.H.C.; LACAU, S.; NASCIMENTO, I.C.; CASIMIRO, A.B.; CAZORLA, I.M. Communauté des fourmis des souches d'arbres morts dans trois réserves de la forêt Atlantique brésilienne (Hymenoptera, Formicidae). **Austral Ecology**, v. 7, p. 95-103, 1997.

DELABIE, J.H.C.; MARIANO, C.S.F.; MENDES, L.F.; POMPOLO, S.G.; FRESNEAU, D. Problemas apontados por estudos morfológicos, ecológicos e citogenéticos no gênero *Pachycondyla* na Região Neotropical: o caso do complexo *Apicalis*. In: **Insetos Sociais: da Biologia à Aplicação**, E.F. Vilela, I.A. Santos, J.H. Schoereder, J.E. Serrão, L.A.O. Campos e J. Lino Neto Eds., p. 196-222. Editora da Universidade Federal de Viçosa. 2008.

FLEMMING, W. **Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung**. Leipzig: F.C.W. Vogel, 1882.

FRESNEAU, D. **Biologie et comportement social d'une fourmi ponérine néotropicale (*Pachycondyla apicalis*)**. Thesis Doctoral Etat. Universitd Paris-Nord, Paris, 1994.

GOKHMAN, V.E. Implication of chromosomal analysis for the taxonomy of parasitic wasps (Hymenoptera). **Entomological Review**, v.86, p. 1-10, 2006.

GOÑI, B.; IMAI, H.T.; KUBOTA, M.; KONDO, M.; YONG, H.; THO, Y.P. Chromosome observations on tropical ants in western Malaysia and Singapore. **Annual Report of the National Institute of Genetics, Japan**, v. 32, p. 71-73, 1981.

GOULD, S.J. **Viva o brontossauro: reflexões sobre história natural.** Companhia das Letras, São Paulo. 525p, 1991.

GUERRA, M.S. **Introdução à Citogenética Geral.** Ed. Guanabara, Rio de Janeiro. 141p. 1988.

GUIMARÃES, I.N.; DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R.M.; MARIANO, C.S.F. Cytogenetic characterization of *Pachycondyla ferruginea* (Fr. Smith, 1858) and its position between the Neotropical *Pachycondyla* (Formicidae; Ponerini). In: **XXI Simpósio de Mirmecologia, an International Ant Meeting,** 2013, Fortaleza.

HAUSCHTECK-JUNGEN, E.; JUNGEN, H. Ant chromosomes II. Karyotypes of Western Paleartic species. **Insectes Sociaux**, v. 30, p. 149-164, 1983.

IMAI, H.T. Karyological studies of Japanese ants I. Chromosome evolution and species differentiation in ants. **Science Reports of the Tokyo Kyoiku Daigaku Section B**. v.206, p. 1-20, 1969.

IMAI, H.T. Quantitative analysis of karyotype alteration and species differentiation in mammals. **Evolution**, v. 37, n. 6, p. 1154-1161, 1983.

IMAI, H.T. Mutability of constitutive heterochromatin (C-bands) during eukaryotic evolution and their cytological meaning. **Japanese Journal of Genetics**, v. 66, p. 635-661, 1991.

IMAI, H.T.; KUBOTA, M. Karyological studies of Japanese ants (Hymenoptera, Formicidae). III. Karyotypes of nine species in Ponerinae, Formicinae, and Myrmicinae. **Chromosoma**, v. 37, p. 193-200, 1972.

IMAI, H.T.; MARUYAMA, T. Karyotype evolution by pericentric inversion as a stochastic process. **Journal of Theoretical Biology**, v.70, p. 253-261 1978.

IMAI, H.T.; CROZIER, R.H. Quantitative analysis of directionality in mammalian karyotype evolution. **The American Naturalist** v. 116, n. 4, p. 537-569, 1980.

IMAI, H.T; CROZIER R.H.; TAYLOR, R.W. Karyotype evolution in Australian ants. **Chromosoma,** v. 59, p. 341-393, 1977**.**

IMAI, H.T.; BROWN Jr, W.L.; KUBOTA, M.; YONG, H.; THO, Y.P. Chromosome observations on tropical ants from western Malaysia II. **Annual Report National Institute of Genetics, Japan**, v. 34, p. 66-69, 1983.

IMAI, H.T.; BARONI-URBANI, C.; KUBOTA, M.; SHARMA, G.; NARASIMHANNA, M.N.; DAS, B.C.; SHARMA, A.K.; SHARMA, A.; DEODIKAR, G.B.; VAIDYA, V.G.; RAJASEKARASETTY, M.R. Karyological survey of Indian ants. **Japanese Journal of Genetics**, v. 59, p. 1-32, 1984a.

IMAI, H.T.; KUBOTA, M.; BROWN JR, W.L.; IHARA, M.; TOHARI, M.; PRANATA, R.I. Chromosome observations on tropical ants from Indonesia. **Annual Report National Institute of Genetics, Japan,** v. 35, p. 46-48. 1984b.

IMAI, H.T.; KUBOTA, M.; BROWN JR, W.L.; IHARA, M.; TOHARI, M.; PRANATA, R.I. Chromosome observations on tropical ants from Indonesia. **Annual Report National Institute of Genetics, Japan**, v. 35, p. 46-48, 1985.

IMAI, H. T.; MARUYAMA, T.; GOJOBOTI, T.; INOUE, Y.; CROZIER, R.H. Theoretical bases for karyotype evolution. 1. The minimum-interaction hypothesis. **The American Naturalist**, v.128, n. 6, p. 901-920, 1986.

IMAI, H.T.; TAYLOR, R.W.; CROSLAND, M.W.J.; CROZIER, R.H. Modes of spontaneous chromosomal mutation and karyotype evolution in ants with reference to the minimum interaction hypothesis. **Japanese Journal of Genetics,** v.63: p.159-185, 1988.

IMAI, H.T.; TAYLOR, R.W.; CROZIER R.H. Experimental bases for the minimum interaction theory. I. Chromosome evolution in ants of the *Myrmecia pilosula* species complex (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). **Japanese Journal of Genetics**, v. 69, p. 137-182, 1994.

IMAI, H.T.; SATTA, Y.; TAKAHATA, N. Integrative study on chromosome evolution of mammals, ants and wasps based on the Minimum Interaction Theory. **Journal of Theoretical Biology,** v. 210, p. 475-497, 2001.

IMAI, H.T.; SATTA, Y.; WADA, M.; TAKAHATA, N. Estimation of the highest chromosome number of eukaryotes based on The Minimum Interaction Theory. **Journal of Theoretical Biology,** v. 217, p. 61-74, 2002.

KANDUL, N.P.; LUKHTANOV, V.A.; PIERCE, N.E. Karyotypic diversity and speciation in *Agrodiaetus* butterflies. **Evolution**, v. 61,p. 546–559, 2007.

KARNIK, N.; CHANNAVEERAPPA, H.; RANGANATH, H.A.; GADAGKAR, R. Karyotype instability in the ponerine ant genus *Diacamma*. **Journal of Genetics**, v. 89, n. 2, p. 173-182. 2010.

KING, M. **Species evolution.** The role of chromosome change. Cambridge University Press. Great Britain. 336 p. 1993.

LENHART, P.A.; DASH, S.T.; MACKAY, W.P. A revision of the giant Amazonian ants of the genus *Dinoponera* (Hymenoptera, Formicidae). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 31, p. 119-164, 2013.

LORITE, P.; PALOMEQUE, T. Karyotype evolution in ants (Hymenoptera: Formicidae), with a review of the known ant chromosome numbers. **Myrmecological News**, vol 13, p. 89-102, 2010.

LUCAS, C.; FRESNEAU, D.; KOLMER, K.; HEINZE, J.; DELABIE, J.H.C.; PHO, D.B. A multidisciplinary approach to discriminating different taxa in the complex species *Pachycondyla villosa* (Formicidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 75, p. 249-259, 2002.

LUKHTANOV, V.A.; VILA, R; KANDUL, N.P. Rearrangement of the *Agrodiaetus dolus* species group (Lepidoptera, Lycaenidae) using a new cytological approach and molecular data. **Insects, Systematics; Evolution**, v. 37, n. 3, p. 1-10, 2006.

LUKHTANOV, V.A.; DINCĂ, V.; TALAVERA, G.; VILA, R. Unprecedented within-species chromosome number cline in the Wood White Butterfly *Leptidea sinapis* and its significance for karyotype evolution and speciation. **BMC Evolutionary Biology**, v.11, n.109, p. 1-11, 2011.

MACGREGOR, H.C. **An introduction to animal cytogenetics**. Chapman; Hall. London, Great Britain. 238 p., 1993.

MARIANO, C.S.F.; LACAU, S.; POMPOLO, S.G.; SPOSITO, E.C.; BORGES, D.S.; DERGAM, J.A; VILLEMANT, C.; DELABIE, J.H.C. Cytogenetic studies in the rare Neotropical ant genus *Typhlomyrmex* (Ectatomminae: Typhlomyrmecini). **Sociobiology**, v. 47, n. 1, p. 225-234, 2006a.

MARIANO, C.S.F. ; POMPOLO, S.G. ; LACAU, S.; DELABIE, J.H.C. Questions sur la monophylie du taxon *Pachycondyla* Smith, 1858: approche cytogénétique sur le sous-genre *Pachycondyla* sensu Emery, 1901 (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Bulletin de la Société Entomologique de France,** v. 111, p. 299-304. 2006b.

MARIANO, C.S.F.; POMPOLO, S.G.; BARROS, L.A.C.; MARIANO-NETO, E.; CAMPIOLO, S.; DELABIE, J.H.C. A biogeographical study of the threatened ant *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) using a cytogenetic approach. **Insect Conservation and Diversity**, v. 1, p. 161-168. 2008.

MARIANO, C.S.F.; SANTOS, I.S.; GROC, S.; LEROY, C.; MALE, P-J.; RUIZ-GONZALEZ, M.X. ; CERDAN, P.; DEJEAN, A.; DELABIE, J.H.C. The karyotypes of *Gigantiops destructor* (Fabricius) and other ants from French Guiana (Formicidae). **Annales de la Société Entomologique de France**, v. 47, n. 1, p. 140-146, 2011.

MARIANO, C.S.F.; POMPOLO, S.G.; SILVA, J. G.; DELABIE, J.H.C. Contribution of cytogenetics to the debate on the paraphyly of *Pachycondyla* spp. (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). **Psyche**, v. 2012, p. 1-9, 2012.

MAYR, E. Wu's genic view of speciation. **Journal of Evolutionary Biology**, vol. 14, p. 866-867, 2001.

MENEZES, R.S.T.; CARVALHO, A.F.; CORREIA, J.P.S.O.; SILVA, T.S.; SOMAVILLA, A.; COSTA, M.A. Evolutionary trends in the chromosome numbers of swarm-founding social wasps. **Insectes Sociaux**, v.61, p. 385-393, 2014.

METZ, C.H. 1916. Chromosome studies on the Diptera II. The paired association of chromosomes in the Diptera, and its significance. **Journal of Experimental Zoology**, 21(2): 213-279.

MOREAU, C.S.; BELL, C.D.; VILA, R.; ARCHIBALD, B.; PIERCE, N.E. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. **Science,** v. 312, p. 101-104, 2006.

OTTO, S.P.; WHITTON, J. Poliploidy incidence and evolution. **Annual Review of Genetics**, v. 34, p. 401-437, 2000.

PADIAL, M.; RIVA, T.A. Response to recent proposals for integrative taxonomy. **Biological Journal of the Linnean Society**, vol. 101, p. 747-756, 2010.

SANTOS, I.S.; COSTA, M.A., MARIANO, C.F.S.; DELABIE, J.H.C.; SILVA, J.G. Análise citogenética em *Odontomachus haematodus* (Hymenoptera: Formicidae) de ocorrência no corredor central da Mata Atlântica. In: **Resumos do 53º Congresso Brasileiro de Genética**, Águas de Lindoia -SP, 2007, 53.

SANTOS, I.S.; COSTA, M.A.; MARIANO, C.S.F.; DELABIE, J.H.C.; SILVA, J.G. Cytogenetic and molecular studies of species in the genera *Odontomachus* and *Anochetus*. *In:* **Anais do XIX Simpósio Brasileiro de Mirmecologia**, Ouro Preto - MG, 2009.

SANTOS, I.S.; COSTA, M.A.; MARIANO, C.S.F.; DELABIE, J.H.C.; ANDRADE-SOUZA, V.; SILVA J.G.A. Cytogenetic approach to the study of Neotropical *Odontomachus* and *Anochetus* ants (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 103, n. 3, p. 424-429, 2010.

SANTOS, I. S.; DELABIE, J. H. C.; SILVA J. G.; COSTA, M. A.; BARROS, L. A. C.; POMPOLO, S.G.; MARIANO, C.S.F. Karyotype differentiation among four *Dinoponera* (Formicidae: Ponerinae) species. **Florida Entomologist**, v. 95, n. 3, p. 737-742, 2012.

SBILORDO, S.H.; MARTIN, O.Y.; WARD, P. I. The karyotype of the yellow dung fly, *Scathophaga stercoraria*, a model organism in studies of sexual selection**. Journal of Insect Science**, v. 10, p. 1-11, 2010.

SCHLICK-STEINER, B.C.; STEINER, F.M.; SEIFERT, B.; STAUFFER, C.; CHRISTIAN, E.; CROZIER, R.H. Integrative taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity. **Annual Review of Entomology**, v. 55, p. 421-438, 2010.

SCHMIDT, C.A.; SHATTUCK, S.O. **The Higher Classification of the Ant Subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a Review of Ponerine Ecology and Behavior.** 1st ed., Auckland: Magnolia Press, 242 p., 2014.

SEIFERT, B. Cryptic species in ants (Hymenoptera: Formicidae) revisited: we need a change in the alpha taxonomic approach. **Myrmecological News**, v. 12, p. 149-166. 2009.

SPIRITO, F. The role of chromosomal change in speciation. In: **Endless forms. Species and speciation.** Ed. by: D.J. Howard and S.H. Berlocher. Oxford University Press. New York, USA. 470 p. 1998.

SUMNER, A.T. **Chromosomes: Organization and Function**. Blackwell Publishing, Oxford, UK. 2003.

TJAN, K.N.; IMAI, H.T.; KUBOTA, M.; BROWN Jr, W.L.; GOTWALD Jr, W.L.; YONG, H.-S.; LEH, C. Chromosome observations of Sarawak ants. **Annual Report of the National Institute of Genetics, Japan**, v. 36, p. 57, 1986.

WARD, P.S. Integrating molecular phylogenetical results into ant taxonomy (Hymenoptera: Formicidae)". **Myrmecological News**, v. 15, p. 21-29, 2011.

WARD, P.S. The phylogeny and evolution of ants. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 15, n. 10, p. 1-21, 2014.

WHITE, M.J.D. **Animal Cytology and Evolution**. Cambridge University Press. Cambridge. 961 p. 1973.

WILD, A. Taxonomic revision of the *Pachycondyla apicalis* species complex (Hymenoptera: Formicidae). **Zootaxa**, v. 834, p. 1-25, 2005.

11

Diversidade genética e fenotípica no gênero *Ectatomma*

C. Poteaux, F. C. Prada-Achiardi, F. Fernández, J. -P. Lachaud

Resumo

O gênero de formigas *Ectatomma* (Ectatomminae) está atualmente situado no clado Formicoide. Este gênero possui 15 espécies reconhecidas e inclui formigas relativamente grandes e endêmicas da Região Neotropical. Estas espécies são relativamente comuns em diversas áreas (habitats como florestas secas, florestas úmidas e savanas) abaixo de 1500m de altitude. A maioria dessas formigas é predadora generalista, mas também podem se alimentar de polpa de frutas, mel e néctar. A ampla variação de seu desempenho ambiental, estratégias de forrageio e dieta justificam a sua abundância na Região Neotropical. A primeira revisão do gênero foi realizada por William Brown Jr. em 1958, que enfrentou dificuldades em delimitar algumas espécies de *Ectatomma*. Alguns destes problemas foram parcialmente resolvidos por Kugler; Brown, que sugeriram algumas sinonímias e reconheceram 12 espécies. Arias-Penna redescreveu *E. confine*; Almeida descreveu duas espécies do Brasil, *E. vizottoi* e *E. suzanae*. Feitosa et al. descreveram *E. parasiticum*, a primeira *Ectatomma* parasita social, originária do México. Embora existam atualmente 15 espécies de *Ectatomma* descritas, estudos recentes mostraram que esta diversidade é subestimada devido a espécies crípticas ou amostragem insuficiente. Neste capítulo, sintetizamos da literatura e de nossa própria experiência dados de variação fenotípica a partir de características morfológicas, ecológicas, características de vida e genéticas (citogenética e estrutura populacional). A variação morfológica foi registrada em *E. tuberculatum, E. goninion* e *E. ruidum* ao longo de sua distribuição geográfica. Porém, assim como em outras formigas, este tipo de variação foi a principal fonte de inflação taxonômica, com muitos nomes desnecessários propostos anteriormente na história do gênero. O desafio neste táxon é encontrar uma delimitação correta das espécies, usando várias fontes de dados como morfologia, química, genética e biologia (*e.g.* comportamento de nidificação). A existência de espécies crípticas em *E. tuberculatum* e *E. ruidum*, por exemplo, foi recentemente observada a partir de um estudo de filogenia molecular. A variação fenotípica também pode ser expressa baseada em alterações comportamentais ou em características da história de vida das espécies. Decidimos apresentar apenas algumas características comuns, ou por outro lado, específicas de algumas espécies de *Ectatomma* como a arquitetura de ninho, distribuição de ninhos e organização social. Os ninhos de todas as espécies do gênero *Ectatomma*

POTEAUX, C.; PRADA-ACHIARDI, F. C.; FERNÁNDEZ, F.; LACHAUD, J. -P. Diversidade genética e fenotípica no gênero *Ectatomma*. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 127-144.

são terrícolas, mesmo aqueles de espécies que demonstram hábitos arborícolas como *E. tuberculatum*. Geralmente os ninhos apresentam o mesmo padrão: uma arquitetura simples com um único orifício de entrada e uma abertura direta na superfície do solo, conduzindo a uma galeria que se aprofunda conectando-se a consecutivas câmaras (de quatro a 12, de acordo com a espécie) variando de 0.68 a 3.60m, de acordo com a espécie. A estrutura dos ninhos parece variar dependendo do ambiente e provavelmente da estação. No entanto, a variação também pode ocorrer de acordo com o tamanho da colônia (ou estado de desenvolvimento) e estrutura do solo. O padrão de distribuição de ninhos também parece variar de acordo com a espécie (sobreposição, distribuição aleatória, padrão agregado, distribuição em manchas). Além disso, a polidomia, que é a formação de ninhos múltiplos e separados que permitem intercâmbio entre eles, de operárias e da prole ocorre em *E. tuberculatum* e foi sugerida para *E. brunneum* e *E. opaciventre*. A organização social foi estudada em diferentes espécies de *Ectatomma* e colônias poligínicas foram identificadas em sete das 15 espécies (*E. ruidum, E. tuberculatum, E. parasiticum*, *E. brunneum*, *E. permagnum*, *E. planidens* (referida como *E. edentatum*), e *E. vizottoi*). Entretanto, dados baseados em marcadores genéticos usados para investigar em detalhes a estrutura sociogenética das colônias foram realizados apenas com *E. tuberculatum* e *E. ruidum*, as quais desenvolvemos loci microssatélites específicos. Embora *Ectatomma* seja um gênero muito difundido e comum na Região Neotropical, sua taxonomia é pouco conhecida, com várias questões não respondidas, como a delimitação de algumas espécies ou complexos de espécies crípticas (como em *E. tuberculatum* e *E. ruidum*), a interpretação da variação intra *vs* interespecífica (como em *E. goninion*), o problema da parafilia (como no par *E. tuberculatum* / *E. parasiticum*) e também o status de espécie descrito por Almeida (*E. vizottoi* e *E. suzanae*). Esperamos que estudos em andamento, incluindo a filogenia molecular do gênero, possam elucidar a delimitação de espécies, biogeografia e evolução de algumas características biológicas como microginia, parasitismo e preferência de habitats.

Abstract

Abstract - Phenotypic and genetic diversity in *Ectatomma* - *Ectatomma* is a genus of ants belonging to Ectatomminae, currently located in the Formicoid group. With 15 recognized species, the genus includes relatively large ants endemic to the Neotropical Region. These species are relatively common in diverse areas such as wet forest, savannah, and dry forest habitats below 1500 m in altitude. Most of them are generalist predators but they also consume fruit pulp, honey and plant nectars. The wide variation in their environmental performance, foraging strategies and diet explains their abundance in the Neotropics. The first review of this genus was done by William Brown Jr. in 1958, who recognized the difficulties in delimiting some *Ectatomma* species. Some of these problems were partly solved by Kugler and Brown, who suggested some synonymies and recognized 12 species. Arias-Penna re-described *E. confine*; Almeida described two species from Brazil, *E. vizotoi* and *E. suzanae*, and Feitosa et al. described the first social parasitic *Ectatomma*, *E. parasiticum* from Mexico. While there are currently 15 *Ectatomma* described species, recent studies have shown that this variability is under-estimated due to cryptic species or insufficient sampling. In this chapter, we synthesize from the literature and our own experience data on phenotypic variation, ecological and life traits and genetics. Morphological variation is known for *E. tuberculatum, E. goninion* and *E. ruidum* over their geographic distribution. As in other ants, this kind of variation has been the principal source of taxonomic inflation. The challenge with this taxon is to find a correct delimitation of the species, using several sources of data, including morphology, chemistry, genetics and biology. Phenotypic variation can also be expressed by differences in behaviours or life history traits between species, and we here present some features common to or, by contrast, specific to some *Ectatomma*. The nests of all the species

of the genus *Ectatomma* are terricolous, even those of species exhibiting arboricolous habits. Generally, they exhibit the same pattern; a simple architecture with a single entrance hole opening directly on the ground surface and leading to a gallery, which connects with successive chambers (4-12 according to the species) deeper in the ground (0.68-3.60 m according to the species). The structure of the nests seems to vary depending on the environment and probably with the season, colony size and the structure of the soil. The patterns of nest distribution appear to vary according to the species (overdispersion; random distribution; aggregated pattern; patchy distribution). Polydomy occurs in *E. tuberculatum* and possibly in *E. brunneum* and *E. opaciventre*. Polygynous colonies have been detected in seven of the 15 *Ectatomma* species (*E. ruidum, E. tuberculatum, E. parasiticum*, *E. brunneum*, *E. permagnum*, *E. planidens* (referred to as *E. edentatum*), and *E. vizottoi*). However, data based on genetic markers to investigate details of the socio-genetic structure of the colonies have only been obtained in *E. tuberculatum* and *E. ruidum*, for which we developed specific microsatellite loci. Although *Ectatomma* is a widespread and common genus in the Neotropics, their taxonomy is surprisingly poorly known, with several issues unanswered, such as: the delimitation of some species or cryptic species complexes (as in *E. tuberculatum* and *E. ruidum*); the interpretation of infra- *vs* inter-specific variation (as in *E. goninion*); the problem of paraphyly (as in the *E. tuberculatum* / *E. parasiticum* pair); and also the status of species described by Almeida in (*E. vizotoi* and *E. suzanae*). Hopefully work in progress, including the molecular phylogeny of the genus, will throw light on species delimitation, biogeography, and evolution of some biological traits such as microgyny and parasitism.

1 Introdução

O gênero de formigas *Ectatomma*, subfamília Ectatomminae, está atualmente situado no clado formicoide (BRADY et al., 2006). Este gênero possui 15 espécies reconhecidas e inclui formigas relativamente grandes e endêmicas da Região Neotropical (KUGLER; BROWN, 1982). Estas espécies são relativamente comuns em diversas áreas (hábitats como florestas secas, florestas úmidas e savanas) abaixo de 1500m de altitude (BROWN, 1958). A maioria destas formigas é predadora generalista (BROWN, 1958), mas também se alimentam de mel e néctar. A ampla variação de seu desempenho ambiental, estratégias de forrageio e dieta justificam a sua abundância na Região Neotropical (FERNÁNDEZ, 1991).

A tribo Ectatommini foi criada como um táxon de nível elevado por Emery (1895) e foi colocada como tribo Ectatommini na subfamília Pachycondylinae por Ashmead (1905). A primeira revisão e delimitação da tribo Ectatommini foi realizada por Brown (1958), que a considerou como uma tribo da subfamília Ponerinae e forneceu uma visão geral da fauna global, com chaves para identificação de gêneros e espécies. Lattke (1994) investigou as relações filogenéticas dos caracteres por meio da morfologia e análise cladística, refutando a sugestão feita por Brown (1958) e dividindo Ectatommini em três tribos: Ectatommini (*sensu stricto*), Paraponerini e Proceratiini. Neste estudo, Lattke (1994) propôs no mínimo seis caracteres derivados para a tribo, incluindo: lamela clipeal anterior, processo prosternal bidentado posteriormente, empódio ausente e ausência do lobo jugal da asa posterior (exceto para *Ectatomma*). Keller (2000) fez algumas correções na proposta de Lattke, embora a classificação em tribos continue. Nesta reclassificação, Bolton (2003) elevou Ectatommini ao nível de subfamília, incluindo as tribos Ectatommini *sensu stricto* e Typhlomyrmecini, sugerindo como possível sinapomorfia do grupo a presença de uma crescente fenda na borda convexa inferior do orifício da glândula metapleural. A história taxonômica detalhada da subfamília Ectatomminae é apresentada no capítulo deste livro intitulado "Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia da subfamília Ectatomminae", por R. Feitosa; G. Camacho.

Estudos de filogenia molecular baseados em diferentes sequências genéticas (MOREAU et al., 2006; BRADY et al., 2006; RABELING et al., 2008; SCHMIDT, 2013) apoiam a monofilia das formigas da subfamília Ectatomminae como sugerido por Bolton (2003) e as classificam como um grupo irmão de Heteroponerinae. As duas subfamílias formam um clado próximo a Myrmicinae no clado formicoide (WARD, 2010). A filogenia proposta por Keller (2011), baseada na morfologia dos adultos, também corroborou a monofilia do clado constituído pelas subfamílias Ectatomminae e Heteroponerinae, mas diverge na posição e nas relações dentro de Formicidae, visto que Ectatomminae permaneceu como um grupo irmão de um clado contendo dorilomorfas, Paraponerinae, Agroecomyrmecinae, Myrmicinae e Proceratiinae. No entanto, na filogenia molecular mais recente (MOREAU; BELL, 2013), o clado ectaheteromorfo aparece novamente como um grupo irmão de Myrmicinae.

O gênero *Ectatomma* foi descrito por F. Smith em 1858, baseado em *Formica tuberculata* e colocado em Ponerinae pelo mesmo autor, e depois na tribo Poneri (subfamília Ponerinae) por Forel em 1895. Ashmead (1905) criou a tribo Ectatommini para acolher este gênero e Lattke (1994) dividiu a subfamília em duas tribos: a tribo Ectatommini *sensu stricto*, incluindo *Ectatomma*, *Rhytidoponera* e *Gnamptogenys* e a tribo Typhlomyrmecini. Comparado a esses outros gêneros, *Ectatomma* mantém muitas plesiomorfias como lamela clipeal provavelmente ausente ou pobremente desenvolvida, uma boa separação dos espiráculos propodeais da face declive do propodeum e a presença de um modesto pedúnculo anterior (pecíolo) (LATTKE, 1994). Este autor também sugeriu a monofilia de *Ectatomma* devido à presença de tubérculos no pronoto e possivelmente um lóbulo convexo projetando no processo prosternal. Embora existam atualmente 15 espécies de *Ectatomma* descritas, estudos recentes mostraram que esta diversidade é subestimada devido a espécies crípticas ou amostragem insuficiente (ver a seguir).

2 Variação fenotípica

A variação morfológica foi estudada em vários organismos, de plantas (VOLIS et al., 2002) a mamíferos (WAYNE et al., 1991) e/ou até mesmo insetos (MOUSSEAU, 1989; PÉLABON et al., 2010). Quatro tipos de fatores podem contribuir para a variação em uma população: pressões genéticas e ambientais (BULL, 1987), endogamia (FOWLER; WHITLOCK, 1999) e iteroparidade (SCHULTZ, 1989).

A variação genética ocorre devido a diferenças genotípicas entre indivíduos. A variação ambiental é causada pela exposição a diferentes macro ou microambientes, assim como por perturbações estocásticas durante o desenvolvimento que resultam em ruído ambiental (NIJHOUT; DAVIDOWITZ, 2003). Os organismos podem diferir em sua resposta a diferenças genéticas e ambientais, alguns sendo relativamente resistentes e capazes de produzir fenótipos similares durante mudanças genéticas (mutacionais) ou ambientais, outros sendo mais sensíveis, ou até plásticos, em suas respostas (PÉLABON et al., 2010). Esta habilidade corresponde à plasticidade fenotípica que caracteriza a habilidade de um organismo em produzir múltiplos fenótipos (STEARNS, 1989; WINTERHALTER; MOUSSEAU, 2007).

Os fatores genéticos são determinantes para as mudanças evolutivas dirigidas pela seleção natural e a manutenção da variação genética tem sido uma questão central da biologia evolutiva desde Darwin (BULL, 1987). Contudo, a variação devido aos efeitos ambientais também é importante porque pode mudar a capacidade de adaptação de uma população (FOWLER; WHITLOCK, 1999). Neste capítulo apresentamos algumas variações morfológicas encontradas nas espécies do gênero *Ectatomma* conforme a sua área de distribuição e algumas delas podem gerar futuras descrições de novas espécies.

a) Variação baseada em caracteres morfológicos e taxonomia

O gênero *Ectatomma* atualmente apresenta 15 espécies: *Ectatomma brunneum* Smith 1858, *E. confine* Mayr 1870, *E. edentatum* Roger 1863, *E. gibbum* Kugler; Brown 1982, *E. goninion* Kugler; Brown, 1982, *E. lugens* Emery 1895, *E. muticum* Mayr 1870, *E. opaciventre* Roger 1861, *E. parasiticum* Feitosa; Fresneau 2008, *E. permagnum* Forel 1908, *E. planidens* Borgmeier 1939, *E. ruidum* Roger 1860, *E. suzanae* Almeida 1986, *E. tuberculatum* Olivier 1792 e *E. vizottoi* Almeida, 1987.

A primeira revisão foi realizada por Brown (1958), que enfrentou dificuldades em delimitar algumas espécies de *Ectatomma*. Alguns destes problemas foram parcialmente resolvidos por Kugler;

FIGURA 11.1 – *Ectatomma goninion*. A) populações das Ilhas de Gorgona, Colômbia. B) Populações do Valle del Cauca, Colômbia.

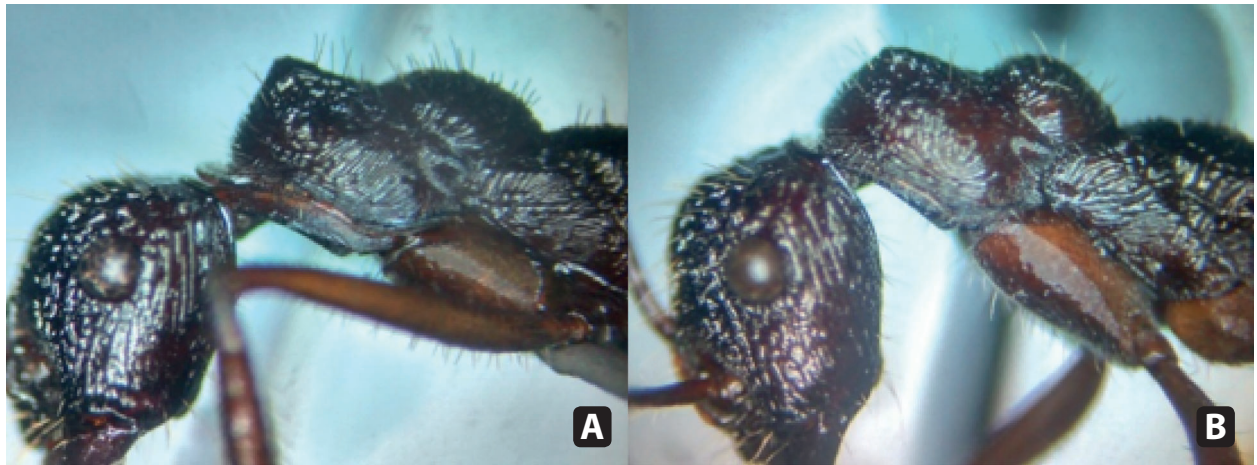



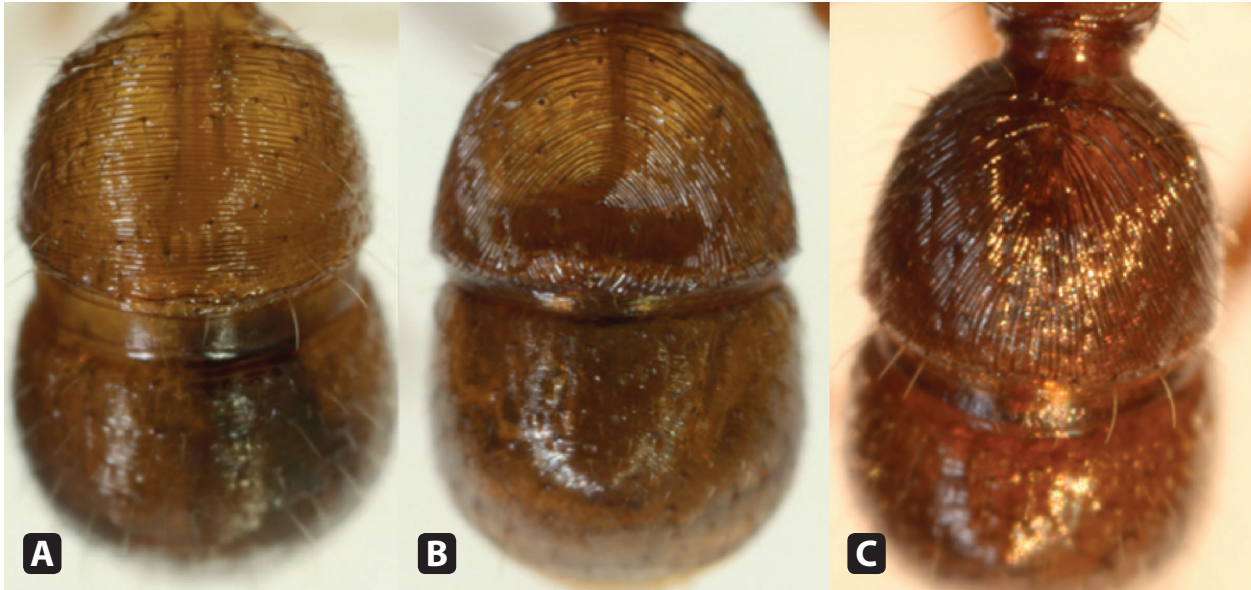
FIGURA 11.2 – *Ectatomma goninion*. A) populações das Ilhas de Gorgona, Colômbia. B) Populações do Valle del Cauca, Colômbia.

Brown (1982), que sugeriram algumas sinonímias e reconheceram 12 espécies. Arias-Penna (2006) redescreveu *E. confine*; Almeida (1986, 1987) descreveu duas espécies do Brasil: *E. vizottoi* e *E. suzanae*. Feitosa et al. (2008) descreveram *E. parasiticum*, a primeira *Ectatomma* parasita originária do México.

À primeira vista, a maioria das operárias do gênero *Ectatomma* pode ser reconhecida pelos tubérculos pronotais e um mesonoto convexo. Os tubérculos pronotais podem ser altamente modificados ou ausentes. Porém, há algumas variações neste caractere, como ocorre em *E. goninion* na Colômbia: populações das Ilhas de Gorgona exibem a forma típica de *E. goninion,* com proeminências pronotais bem desenvolvidas e dentes propodeais (Figuras 11.1A e 11.2A), enquanto indivíduos da população continental no Valle del Cauca apresentam ambas as estruturas pronotais e propodeais reduzidas (Figuras 11.1B e 11.2B).

Um caso similar é encontrado em *E. tuberculatum*, devido a populações na Bahia (Brasil) apresentarem estrias transversais no gáster, enquanto duas populações no México apresentam tipos diferentes de estrias: na população de Tapachula (Estado de Chiapas) possuem estrias concêntricas, enquanto em Apazapan (Estado de Veracruz) exibem estrias em forma de "V". Apesar destas diferenças morfológicas entre as duas populações mexicanas de *E. tuberculatum*, a espécie é geneticamente homogênea em sua distribuição no México (Figura 11.3).

Assim como em outras formigas, este tipo de variação é a principal fonte de inflação taxonômica, com muitos nomes desnecessários propostos anteriormente na história do gênero. O desafio neste táxon é encontrar uma delimitação correta das espécies, usando várias fontes de dados como morfologia, química, genética e biologia

FIGURA 11.3 – Estriação do primeiro segmento do gáster de *E. tuberculatum*. A) Bahia (Brasil). B) Tapachula (México). C) Apazapan (México).

(*e.g.* comportamento de nidificação). Por outro lado, populações podem conter espécies crípticas: Nettel et al. (submetido) usando filogenia molecular, demonstraram que as populações de *E. tuberculatum* do Brasil e México pertencem a duas linhagens diferentes, que são divergentes o suficiente para serem consideradas, de fato, duas espécies distintas.

Enquanto a morfologia de *E. ruidum* aparenta ser relativamente constante em sua distribuição no México, Nettel et al. (submetido) demonstraram que esta espécie também apresenta dois clados que colonizaram a América Central/México independentemente. O primeiro clado incluiu amostras de uma população do México de *E. ruidum*, juntamente com amostras da Venezuela, mas sem a presença de microgines (rainha reprodutiva de tamanho reduzido), enquanto que amostras de outra população mexicana com microgines foram agrupadas com amostras do Equador e Panamá. Porém, até o momento, microgines nunca foram relatadas para *E. ruidum* nestes países (BREED et al., 1990; BREED et al., 1992, 1999; GUÉNARD; McGLYNN, 2013) e são apenas encontradas em populações do México (LACHAUD et al., 1999a, b). Entretanto, Fernández (1991) relatou casos de uma forma ergatoide na Colômbia. No sul do México, estas duas formas de *E. ruidum* vivem em simpatria em uma planície costeira onde não há nenhuma barreira geográfica notável. Algumas características de vida são comuns em ambas as linhagens de *E. ruidum* (*e.g.* tanatose quando são perturbadas, CUPUL-MAGAÑA, 2009; ataque pela mesma espécie de vespa Eucharitidae, PÉREZ-LACHAUD et al., 2006, LACHAUD; PÉREZ-LACHAUD, dados não publicados). Mas, além da presença ou ausência de microgines, elas também demonstram caracteres biológicos que as distinguem: período de produção de reprodutores (LACHAUD, dados não publicados) e variação dos compostos químicos dos perfis de hidrocarbonetos cuticubres (POTEAUX, dados não publicados). No começo do século 20, outra espécie (*E. aztecum*) foi descrita no sudoeste do México (Estado de Michoacán) por Emery (1901). Esta espécie foi revisada por Kugler; Brown (1982) e atualmente é considerada um sinônimo júnior de *E. ruidum.* Porém, a morfologia de ambas as formas de *E. ruidum* analisadas aqui são distintas da morfologia descrita de *E. aztecum*. Portanto, as duas linhagens de *E. ruidum* podem representar duas espécies diferentes; uma correspondendo a "verdadeira" *E. ruidum* e a outra a uma espécie nova e não descrita.

O par de espécies *E. parasiticum* / *E. tuberculatum* constitui um caso particular de variação morfológica desde que a inusitada *E. parasiticum* foi inicialmente descrita como uma microgine de *E. tuberculatum* por Hora et al. (2001). No entanto, um estudo comportamental das interações sociais entre rainhas grandes e pequenas, juntamente com operárias da mesma colônia, deixou claro que as rainhas pequenas eram, de fato, parasitas sociais, uma forma inquilina caracterizada por

tolerância da rainha hospedeira e ausência de produção de operárias (HORA et al., 2009; FÉNÉRON et al., 2013). Este é o primeiro caso de parasitismo social em Ectatomminae e o nome desta nova espécie é derivado de seu comportamento singular (FEITOSA et al., 2008). Além da redução de tamanho, a parasita pode ser distinguida de sua hospedeira por seu pecíolo alargado, escultura esparsa sobre o corpo e redução dos espinhos propodeais, traços característicos da condição parasitária (WILSON, 1984). De um ponto de vista evolutivo, o parasita está muito próximo filogeneticamente ao seu hospedeiro e pode se originar deste por especiação simpátrica (FÉNÉRON et al., 2013; NETTEL et al., submetido), sendo incluído no clado das populações mexicanas de *E. tuberculatum*.

b) Variação baseada em características de vida e ecológicas

A variação fenotípica também pode ser expressa em alterações comportamentais ou por características de vida entre espécies. Decidimos focar apenas em algumas características como a arquitetura de ninho, distribuição de ninhos e organização social. A dispersão e a estrutura populacional serão abordadas em outro momento.

Os ninhos de *Ectatomma* e sua distribuição

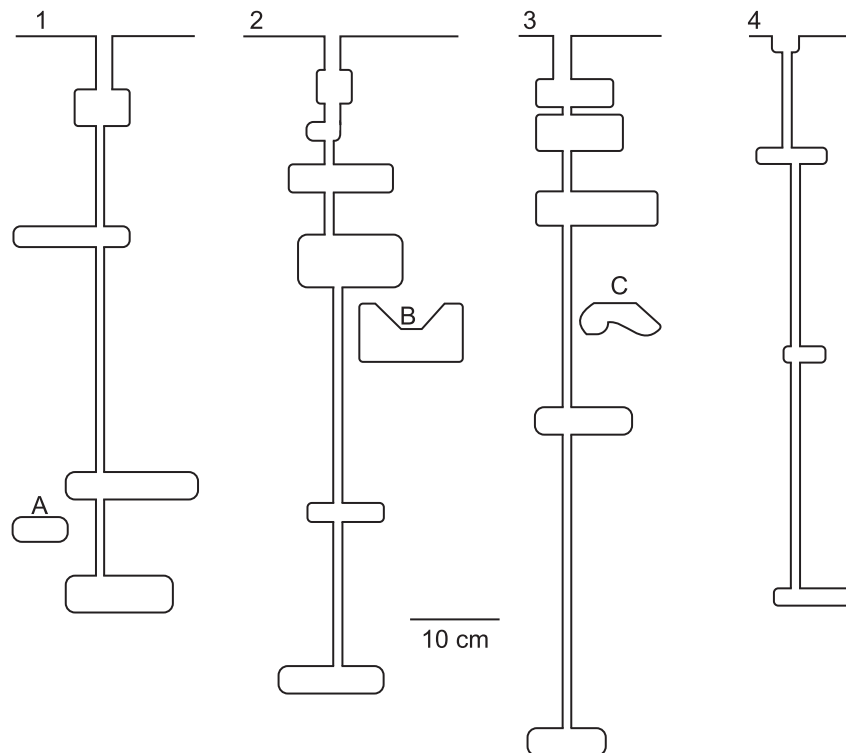
Os ninhos de todas as espécies do gênero *Ectatomma* são terrícolas, mesmo os de espécies que demonstram hábitos arborícolas como *E. tuberculatum*. Geralmente os ninhos apresentam uma arquitetura similar simples (ver TSCHINKEL, 2005, 2011; CERQUERA; TSCHINKEL, 2010) ou até mais elaborada (ver BEUGNON et al., 2001; KLINGENBERG et al., 2007) dentre aquelas encontradas em várias outras espécies de formigas, incluindo algumas Formicinae ou Myrmicinae. Contudo, os ninhos são bem menos complexos do que os de muitas outras espécies, até de outras de formigas poneromorfas como *Dinoponera quadriceps*, *Harpegnathos saltator*, *Pachycondyla senaaraensis*, ou *Paltothyreus tarsatus* (ARAUJO et al., 1990; DÉJEAN et al., 1993; BRAUN et al., 1994; DEJEAN; LACHAUD, 1994; PEETERS et al., 1994). Sua complexidade é definitivamente menor

FIGURA 11.4 – A) Estrutura rígida semelhante a uma chaminé de um ninho de *E. ruidum* de Tapachula (México) para evitar que entre água em períodos de chuva (altura: de 1,5-2cm); B) Chaminé característica dos ninhos de *E. tuberculatum* (altura: 35cm).

comparada aos ninhos terrícolas de membros de subfamílias mais derivadas como *Pogonomyrmex* (TSCHINKEL, 2004), *Atta* (MOSER, 2006; COSARINSKY; ROCES, 2012), *Lasius* (KHUONG et al., 2011), ou *Formica* (BRISTOW et al., 1992), ou aos ninhos arborícolas de *Azteca* (MAYER; VOGLMAYR, 2009), *Dolichoderus* (ROHE; MASCHWITZ, 2003) ou *Polyrhachis* (ROBSON; KOHOUT, 2005).

Tipicamente, o único orifício de entrada é uma abertura direta na superfície do solo, eventualmente circundada por uma depressão térrea rasa que pode aumentar gradativamente. Em apenas algumas espécies como *E. opaciventre* (ANTONIALLI-JUNIOR; GIANNOTTI, 1997), ou de acordo com características particulares do hábitat ou em condições climáticas como em *E. brunneum* (VIEIRA; ANTONIALLI-JUNIOR, 2006) e *E. ruidum* (LACHAUD, dados não publicados), uma estrutura rígida semelhante a uma chaminé, feita de solo compactado e em algumas ocasiões entrelaçada com palha seca (Figura 11.4A), pode ser construída como proteção, essencialmente para evitar que entre água em períodos de chuva (ver LeBRUN et al., 2011). Porém, a estrutura mais complexa acima do orifício de entrada encontrada no gênero *Ectatomma*, é obviamente, a chaminé característica dos ninhos de *E. tuberculatum* (Figura 11.4B), construída na base de árvores ou arbustos (COOK, 1905; WHEELER, 1924). Uma galeria tubular de aproximadamente 3cm de diâmetro e feita de feltro entrelaçado e detritos vegetais fibrosos misturados com terra, estende-se em linha reta na base da árvore a uma altura de aproximadamente 30cm, mas em algumas ocasiões pode alcançar até 110cm (PÉREZ-LACHAUD et al., 2010).

Em todas as espécies de *Ectatomma*, uma galeria com aproximadamente o mesmo diâmetro do orifício de entrada é construída abaixo da entrada, em posição vertical ou levemente inclinada e conecta-se a câmaras gradativamente mais profundas de formas relativamente ovais. A estrutura dos ninhos parece variar dependendo do ambiente, provavelmente da estação e, para algumas espécies, no entanto, a variação também pode ocorrer de acordo com o tamanho da colônia (ou estágio de desenvolvimento) e, também, com a estrutura do solo (WEBER, 1946; PÉREZ-LACHAUD et al., 2011). Independentemente destes fatores, o número máximo de câmaras encontrado em colônias maduras varia de acordo com a espécie em questão, de um máximo de quatro câmaras em *E. permagnum* (PAIVA; BRANDÃO, 1989) e *E. planidens* (ANTONIALLI-JUNIOR;

FIGURA 11.5 – Perfil esquemático de quatro ninhos simples de *Ectatomma vizottoi* (conforme VIEIRA et al., 2007) com câmaras adicionais relativamente profundas (A, B e C)

GIANNOTTI, 2001, 2002, 2003) a 10 câmaras em *E. vizottoi* (VIEIRA et al., 2007; *e.g.* Figura 11.5) e *E. tuberculatum* (LACHAUD, dados não publicados) e até mesmo 12 câmaras em *E. ruidum* (LACHAUD, dados não publicados). De forma semelhante, a profundidade máxima da câmara mais profunda em colônias maduras pode variar de 0.68m em *E. opaciventre* (ANTONIALLI-JUNIOR; GIANNOTTI, 1997) até 2m em *E. tuberculatum* (VALENZUELA-GONZÁLEZ et al., 1995) e *E. ruidum* (LACHAUD, dados não publicados), e até mesmo 3.60m em *E. vizottoi* (VIEIRA et al., 2007). O tamanho da colônia também varia muito de acordo com a estação, maturidade da colônia e entre as espécies. Sem contar as fundações jovens com menos de seis operárias, o número médio de adultos (rainhas, gines alados, machos e operárias) por colônia é inferior a 50 em *E. opaciventre*, *E. permagnum* e *E. planidens*, entre 80 e 120 em *E. ruidum*, *E. brunneum* e *E. vizottoi*, considerando a hipótese improvável de que cada ninho é independente, superior a 490 em *E. tuberculatum*.

Os padrões de distribuição de ninhos foram pouco investigados na maioria das espécies de *Ectatomma*, com exceção de *E. ruidum* e *E. tuberculatum*, mas parecem variar de acordo com a espécie: sobreposição em *E. ruidum*, independentemente da densidade de populações (LEVINGS; FRANKS, 1982; BREED et al., 1990; SCHATZ; LACHAUD, 2008), mas algumas vezes aleatória (MEDINA, 1994) ou até mesmo um padrão agregado em alguns hábitats (SANTAMARÍA, et al., 2009); sobreposição em *E. opaciventre* (PIE, 2004); distribuição aleatória em *E. brunneum* (RENARD et al., dados não publicados, citados por SCHATZ; LACHAUD, 2008) e *E. permagnum* (PAIVA; BRANDÃO, 1989); distribuição em manchas associada a presença de plantas que dão suporte a estrutura dos ninhos em *E. tuberculatum* (WHEELER, 1986; MAJER et al., 1994; MEDEIROS et al., 1995; SCHATZ; LACHAUD, 2008). Esta distribuição em manchas, combinada com a ausência de rainhas em muitas colônias amostradas, dão indícios à polidomia (formação de ninhos múltiplos espacialmente isolados que podem trocar operárias e a prole) (DEBOUT et al., 2007). A polidomia é sugerida em outras espécies como *E. brunneum* (LAPOLA et al., 2003; VIEIRA; ANTONIALLI-JUNIOR, 2006), e *E. opaciventre* (TOFOLO et al., 2014), mesmo que a presença da rainha em menos de 20% dos ninhos coletados tenha sido resultado de uma escavação incompleta devido a estrutura do solo que não permitiu que as câmaras mais profundas fossem encontradas em ambas as espécies, mas comprovada apenas em *E. tuberculatum* (ZINCK et al., 2007, 2008). Detalharemos mais precisamente a dispersão de *E. tuberculatum* e *E. ruidum* em sua área de distribuição abaixo.

Organização social e poliginia

A organização social foi estudada em diferentes espécies de *Ectatomma* e as colônias poligínicas foram encontradas na maioria das espécies: *E. ruidum, E. tuberculatum,* e *E. parasiticum* (ver abaixo), mas também *E. brunneum* apresentou duas das 12 colônias avaliadas ocorrendo uma rainha e duas fêmeas ápteras (LACHAUD; PÉREZ-LACHAUD, dados não publicados), *E. permagnum* com cinco das 10 colônias contendo de duas a cinco fêmeas ápteras e quase todas fecundadas (PAIVA; BRANDÃO, 1989), *E. planidens* (referida como *E. edentatum*) com três das cinco colônias contendo de duas a quatro fêmeas ápteras, com apenas uma funcional em cada caso (ANTONIALLI-JUNIOR; GIANNOTTI, 2002), e *E. vizottoi* com cinco das seis colônias contendo de três a 10 fêmeas ápteras, porém, aparentemente, apresentando monoginia funcional (VIEIRA et al., 2007, 2012). Entretanto, dados baseados em marcadores genéticos usados para investigar em detalhes a estrutura sociogenética das colônias foram obtidos apenas em *E. tuberculatum* e *E. ruidum*, para as quais desenvolvemos loci microssatélites específicos (POTEAUX et al., 2003; LENOIR et al., 2011).

A espécie inquilina *E. parasiticum* constitui um caso especial de espécie poligínica, uma vez que produz machos e apenas fêmeas sexuadas. Por exemplo, em 13 das 15 colônias (com uma rainha cada) coletadas em Apazapan (Estado de Veracruz), encontramos de duas a 18 fêmeas ápteras (HORA et al., 2001). A poliginia em *E. tuberculatum*, originalmente descrita por Cook (1905), foi recentemente confirmada, no Brasil, como sendo facultativa, secundária e funcional e em média, com quatro rainhas fecundadas por colônia (HORA et al., 2005b) e um parentesco médio de 0.3 entre operárias companheiras de ninho (ZINCK et al., 2007). Além disso, nem a poliandria ou mesmo o desvio reprodutivo entre as rainhas foram encontrados nesta espécie. Embora o desvio reprodutivo entre as rainhas seja frequentemente encontrado em colônias poligínicas (BOURKE; FRANKS, 1995), Zinck et al. (2007) relataram que

todas as rainhas de *E. tuberculatum*, de fato, contribuem igualmente na produção de operárias. Isto corrobora as observações comportamentais, demonstrando que todas as rainhas depositavam ovos e que não havia hierarquia de dominância ou comportamento agonístico aparente nestas colônias polígínicas brasileiras (HORA et al., 2005b).

Porém, colônias de *E. tuberculatum* são monogínicas em diferentes lugares no México. Apenas 1% de poliginia foi relatada para as 253 colônias coletadas na região de Soconusco durante 25 anos (PÉREZ-LACHAUD et al., 2010, 2011), incluindo apenas duas rainhas; e sua parasita social nunca foi encontrada, exceto em Apazapan, onde *E. parasiticum* foi descoberta (FÉNÉRON et al., 2013). De fato, em Apazapan, quase todas as rainhas em colônias polígínicas de *E. tuberculatum* são reprodutoras efetivas (HORA et al., 2007) e têm taxas de postura de ovos similares, sem uma hierarquia de dominância óbvia ou interações agressivas (HORA et al., 2001, 2005a). Todavia, ocorre um canibalismo de ovos entre rainhas (1/4 dos ovos colocados por rainhas foram roubados por uma companheira de ninho e apenas ovos frescos foram destruídos, geralmente durante a fase de oviposição) (HORA et al., 2005a; HORA et al., 2007). O canibalismo de ovos ocorreu em aproximadamente metade das colônias estudadas (6/14 das colônias estudadas), mas foi distribuído igualmente entre as rainhas. Como consequência, a divisão reprodutiva entre as rainhas foi desigual, resultando em desvio reprodutivo na produção de operárias (HORA et al., 2007). Este comportamento pode ser resultado de um conflito reprodutivo, competição por recursos nutritivos ou pode ter ocorrido como forma de limitar a produção da prole, com estas hipóteses não sendo mutuamente exclusivas. Assim, investigações comportamentais e genéticas adicionais são necessárias para desvendar estas duas hipóteses diferentes.

Em colônias de *E. ruidum*, a presença de várias fêmeas fecundadas e ápteras é frequente e ocorre entre aproximadamente 20 e 40% das colônias em algumas populações (LACHAUD et al., 1999a), até 83% em outras (LACHAUD et al., dados não publicados). Nesta espécie existe um polimorfismo evidente dentro da casta das rainhas, com macro e microgines coincidindo na mesma população, e na maioria das vezes, dentro da mesma colônia (LACHAUD et al., 1999b; LENOIR et al., 2011). Embora as colônias polígínicas incluam, em média, três rainhas fecundadas (LACHAUD et al., 1999a), as evidências indicam que apenas uma rainha por colônia aparenta ser funcionalmente reprodutiva de modo fisiológico (CADENA et al., 2001) e genético (LENOIR et al., 2011), conduzindo, desta maneira, a uma monoginia funcional. Na maioria dos casos, uma macrogine foi a reprodutora efetiva e outras macrogines e microgines foram apenas reprodutoras excedentes, talvez produzidas como garantia de sobrevivência (CHÉRON et al., 2009). Contudo, em alguns casos, microgines são definitivamente capazes de realizar fundação haplometrótica (LACHAUD et al., 1999b; LENOIR et al., 2011) mesmo se o crescimento da colônia é claramente mais lento do que com macrogines como demonstrado em fundações em laboratório (SCHATZ et al., 1996). Devido a interações agressivas não terem sido relatadas entre rainhas companheiras de ninho, assim como entre rainhas estranhas introduzidas em fundações pleometróticas em laboratório (CADENA et al., 2001), podemos supor que uma inibição feromonal é produzida pela rainha mais fértil, que consequentemente monopoliza a reprodução (HOLMAN et al., 2010).

É provável que ocorra um fenômeno possivelmente semelhante em *E. planidens* (referida como *E. edentatum*), por causa do relato de dois casos de rainhas menores (ANTONIALLI-JUNIOR; GIANNOTTI, 2001) e poderiam corresponder a microgines, mas tal informação precisaria ser confirmada.

3 Variação genética

a) Citogenética

Uma vez que os cromossomos constituem o suporte físico do DNA e podem ser o tema de rearranjos e alterações, a citogenética é uma ferramenta útil para a compreensão biológica da história de uma espécie, especialmente para a taxonomia e estudos do mecanismo de especiação. Os parâmetros geralmente utilizados em estudos citogenéticos são o número de cromossomos, a sua morfologia e estrutura em segundo plano e protocolos de bandeamento para demonstrar os rearranjos cromossômicos.

Barros et al. (2008) realizaram um estudo citogenético de cinco espécies do gênero *Ectatomma* em populações dos estados brasileiros da Bahia e de Minas Gerais. Neste gênero, o número cromossômico é geralmente alto,

e nos casos analisados, variou de 2n = 20 a 46: *E. brunneum*, 2n = 44 (fórmula cariotípica: 2K = 22M + 22A); *E. muticum*, n = 20 (K = 16M + 4A); *E. permagnum*, 2n = 46 (2K = 20M + 26A); *E. tuberculatum*, 2n = 36 (2K = 30M + 6A), *E. edentatum*, 2n = 46 (sem informação da fórmula cariotípica).

Se substituirmos estes resultados da citogenética na árvore em Nettel et al. (submetido), podemos notar que as espécies *E. brunneum* e *E. permagnum* são próximas, pertencem ao mesmo clado e também apresentam fórmulas cariotípicas mais próximas, enquanto *E. tuberculatum* pertence a um clado diferente. No entanto, *Ectatomma muticum*, caracterizada pela fórmula cariotípica com o maior número de cromossomos metacêntricos juntamente com *E. edentatum*, se encontram em uma posição basal na árvore. Estes resultados corroboram a Teoria da Interação Mínima proposta por Imai et al. (1994), modelo que prevê um aumento no número de cromossomos acrocêntricos devido à fissão cêntrica. Portanto, ao longo da evolução, os cromossomos tendem a aumentar em número e diminuir em tamanho, mesmo se existir uma evidência recente de que fusões em mudanças de cromossomos podem ter um papel importante na redução do número de cromossomos em Formicidae (CARDOSO et al., 2014).

Infelizmente, nenhuma variação cromossômica entre as populações de um único táxon foi investigada no estudo de Barros et al. (2008); portanto, a comparação dos dois tipos de resultados é muito limitada. Um esforço em investigar tal diversidade deve ocorrer no futuro para se entender melhor o padrão de distribuição e evolução das espécies de *Ectatomma*.

b) Dispersão e estrutura populacional

Estratégias alternativas de reprodução como a poliginia e a microginia podem ser explicadas pela diminuição do sucesso na dispersão e fundações solitárias por rainhas em habitats nos quais se acredita que as condições ambientais tornem este tipo de fundação custosa (HEINZE; TSUJI, 1995). A distribuição espacial e temporal de habitats e a disponibilidade de locais de nidificação parecem estar entre os fatores-chave que determinam o sucesso de estratégias reprodutivas (HEINZE; TSUJI, 1995; McGLYNN, 2010). As limitações ambientais são frequentemente difíceis de medir, mas os registros tendem a mostrar uma influência da variação ecológica no fenótipo da colônia (CLÉMENCET et al., 2005; McGLYNN, 2010; STEINER et al., 2010).

No mosaico de formigas arbóreas nos habitats da Região Neotropical, espécies de formigas dominantes e mutuamente exclusivas ocupam territórios diferentes e a sua distribuição de ninhos é agregada espacialmente em manchas, influenciando, desta maneira, os padrões da estrutura genética populacional. No Brasil, Zinck et al. (2007) investigaram a estrutura genética populacional de *E. tuberculatum* no mosaico de agrossistemas de cacau da Bahia. Suas análises revelaram uma forte estrutura genética tanto em escalas espaciais pequenas quanto em grandes. Neste caso, o padrão de isolamento por distância encontrado em uma determinada mancha pôde ser explicado pela dispersão limitada de fêmeas devido à fundação de colônias dependentes, *i.e.* porque as rainhas fundaram colônias com a ajuda de operárias perto de seus ninhos de origem (PAMILO, 1991; BOURKE; FRANKS, 1995). Por outro lado, a ausência de endogamia em *E. tuberculatum* sugere que a dispersão de machos não é tão restrita quanto a dispersão de fêmeas. Além disso, os registros genéticos e resultados de experimentos comportamentais em campo (ZINCK et al., 2008) tendem a confirmar a polidomia nesta espécie, algo sugerido anteriormente por diferentes autores (GARCÍA-PÉREZ et al., 1991; HORA et al., 2005a) e ninhos que possam permanecer interligados após fissão, por meio do intercâmbio de operárias como em outras espécies (CHAPUISAT et al., 1997; PEDERSEN; BOOMSMA, 1999). Em conclusão, para as espécies brasileiras, a combinação de diferentes características biológicas como a poliginia secundária, a reprodução por fissão e polidomia contribui para a manutenção de sua dominância ecológica no mosaico de formigas arbóreas.

No México, apenas uma população de *E. tuberculatum* com colônias poligínicas foi encontrada até agora, em Apazapan (Veracruz), onde também ocorre a espécie parasita (HORA et al., 2001; FÉNÉRON et al., 2013). De acordo com um estudo feito por Wheeler (1986) no Panamá e com nossas observações pessoais em Apazapan, as colônias provavelmente têm múltiplas entradas no ninho e são polidômicas como no Brasil. Uma espécie parasita poderia originar diretamente da espécie hospedeira se as características de vida como poliginia, polidomia e endogamia fossem

agrupadas (BUSCHINGER, 1990) e um possível caminho evolutivo neste caso seria a especiação simpátrica causada pelo isolamento reprodutivo entre o hospedeiro e o parasita (BUSCHINGER, 1990, 2009; SAVOLAINEN; VEPSÄLÄINEN, 2003; VEPSÄLÄINEN et al., 2009). A hipótese parcimoniosa aqui é a evolução simpátrica de *E. parasiticum* a partir de *E. tuberculatum*, como os sequenciamentos moleculares tendem a mostrar (FÉNÉRON et al., 2013; NETTEL et al., submetido). De acordo com a sua distribuição muito limitada, podemos inferir que a dispersão de *E. parasiticum* é muito restrita e que parasita colônias de *E. tuberculatum* provenientes de uma mancha.

Colônias com microgines de *E. ruidum*, por outro lado, são sobrepostas e essencialmente monodômicas (BREED et al., 1990; SCHATZ et al., 1998; SCHATZ; LACHAUD, 2008). A fundação de novas colônias em *E. ruidum* não é realizada por fissão ou fundação dependente, mas é conhecida por ser haplometrótica (independente), não claustral (LACHAUD; FRESNEAU, 1987) e por ocorrer após o voo nupcial (LACHAUD; PÉREZ –LACHAUD, dados não publicados). Porém, em Tapachula (Estado de Chiapas), onde duas das populações com microgines estão localizadas, *E. ruidum* apresenta uma densidade de ninhos muito alta, de 5.900 a 11.200 ninhos/ha (SCHATZ; LACHAUD, 2008), o que promoveu alta competição intraespecífica. Ambos os locais de coleta estão localizados em áreas cultivadas (plantações de cacau e café) onde as práticas humanas poderiam ter gerado uma densidade exagerada de colônias. Nestas condições, os riscos de dispersão tornam a fundação solitária custosa para esta espécie porque locais para novas nidificações estão indisponíveis. Como sugerido em estudos com outras espécies de formigas poligínicas (PAMILO, 1991; SUNDSTRÖM, 1995; HEINZE, 2008; McGLYNN, 2010), a disponibilidade para nidificação é um fator-chave que favorece a filopatria entre as fêmeas reprodutivas, com a adoção de rainhas que acasalaram recentemente em sua colônia de origem ou em uma vizinha. Este padrão de adoção e a dispersão limitada foram confirmados por análises genéticas (LENOIR et al., 2011). Produzir e/ou adotar rainhas com tamanho reduzido é então um benefício para sua colônia de origem, uma vez que seu custo de produção é reduzido para a colônia comparado ao custo de produção de rainhas grandes.

Ao contrário da maioria das espécies de formigas onde a proximidade social é bem desenvolvida e causa de forte competição intraespecífica, o nível de tolerância entre as colônias de *Ectatomma* da mesma população é incrivelmente alto. A consequência desta alta tolerância mediada pela alta densidade populacional consiste na sobreposição de territórios de colônias e a demonstração de cleptobiose intraespecífica, como relatado em *E. ruidum* (BREED et al., 1990, DE CARLI et al., 1998) e observada uma vez em *E. tuberculatum* (LACHAUD, dados não publicados). Contudo, o reconhecimento social é sempre possível e testes anteriores demonstraram que quanto maior a distância entre as populações, mais intensas são as relações agonísticas entre as não companheiras de ninho (BREED et al., 1992). Além disso, a poliginia poderia impactar a homogeneidade entre as operárias dentro da colônia e na escala populacional e, portanto, no nível de tolerância entre colônias vizinhas e colônias estranhas.

Conclusão

Embora *Ectatomma* seja um gênero muito difundido e comum na Região Neotropical, sua taxonomia é pouco conhecida, com várias questões não respondidas, como, por exemplo, a delimitação de algumas espécies ou complexos de espécies crípticas (como em *E. tuberculatum* e *E. ruidum*), a interpretação da variação intra *vs* interespecífica (como em *E. goninion*), o problema da parafilia (como no par *E. tuberculatum* / *E. parasiticum*) e também o status de espécie descrito por Almeida (*E. vizottoi* e *E. suzanae*). Esperamos que trabalhos em andamento, incluindo a filogenia molecular do gênero, possam elucidar a delimitação de espécies, biogeografia e evolução de algumas características biológicas como microginia, parasitismo e preferência de hábitats.

Agradecimentos

Somos gratos a Luan Dias Lima para a tradução do texto em Português, a William Antonialli Jr para uma releitura final e a Jonathan Majer por corrigir o abstrato. Este estudo é fruto de um projeto de colaboração (F. Fernandez e C. Poteaux) para estudar formigas do gênero Ectatomma e recebeu financiamento do projeto C12A01 da Chamada Ecos Nord-Colciencias, assim que do Programa PRONEX CNPq/FAPESB, projeto PNX 011/2009.

Referências

ALMEIDA, A. J. Descrição de quatro machos do gênero *Ectatomma* Smith, 1858 (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). **Quid**, Teresina, v. 6, p. 24-38, 1986 (página 27, macho descrito).

ALMEIDA, A. J. Descrição de seis fêmeas do gênero *Ectatomma* Smith, 1858 (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). **Anais Sociedade Nordestina Zoologia**, v. 1, p. 175-183, 1987.

ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; GIANNOTTI, E. Nest architecture and population dynamics of the Ponerinae ant, *Ectatomma opaciventre* Roger (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Advanced Zoology**, v. 18, n. 2, p. 64-71, 1997.

ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; GIANNOTTI, E. Nest architecture and population dynamics of the ponerine ant *Ectatomma edentatum* (Hymenoptera, Formicidae). **Sociobiology**, v. 38, n. 3, p. 475-486, 2001.

ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; GIANNOTTI, E. Division of labor in *Ectatomma edentatum* (Hymenoptera, Formicidae). **Sociobiology**, v. 39, n. 1, p. 37-63, 2002.

ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; GIANNOTTI, E. Temporal polyethism in workers of *Ectatomma edentatum* (Formicidae: Ponerinae). **Sociobiology**, v. 41, n. 2, p. 461-478, 2003.

ARAUJO, C. Z. D. ; LACHAUD, J. -P.; FRESNEAU, D. Le système reproductif chez une ponérine sans reine: *Dinoponera quadriceps* Santschi. **Behavioural Processes**, v. 22, n. 1, p. 101-111, 1990.

ARIAS-PENNA, T. M. Redescription of the ant *Ectatomma confine* Mayr, 1870 (Hymenoptera: Formicidae) and first record for Colombia. **Entomological News**, v. 117, n. 4, p. 445-450, 2006.

ASHMEAD, W. H. A skeleton of a new arrangement of the families, subfamilies, tribes and genera of the ants, or the superfamily Formicoidea. **The Canadian Entomologist**, v. 37, n. 11, p. 381-384, 1905.

BARROS, L. A. C. et al. Cytogenetic studies of the Neotropical ant genus *Ectatomma* (Formicidae: Ectatomminae: Ectatommini). **Sociobiology**, v. 51, n. 3, p. 555-561, 2008.

BEUGNON, G.; CHAGNÉ, P.; DEJEAN, A. Colony structure and foraging behavior in the tropical formicine ant, *Gigantiops destructor*. **Insectes Sociaux**, v. 48, n. 4, p. 347-351, 2001.

BOLTON, B. **Synopsis and classification of Formicidae**. Gainesville: Memoires of the American Entomological Institute, v. 71. p. 370, 2003.

BOURKE, A. F. G.; FRANKS, N. R. **Social evolution in ants**. Princeton: Princeton University Press. 1995. p. 550.

BRADY, S. G. et al. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, n. 48, p. 18172-18177, 2006.

BRAUN, U.; PEETERS, C.; HÖLLDOBLER, B. The giant nests of the African stink ant *Paltothyreus tarsatus* (Formicidae, Ponerinae). **Biotropica**, v. 26, n. 3, p. 308-3011, 1994.

BREED, M. D. et al. Thievery, home ranges, and nestmate recognition in *Ectatomma ruidum*. **Oecologia**, v. 84, n. 1, p. 117-121, 1990.

BREED, M. D. et al. Acquired chemical camouflage in a tropical ant. **Animal Behaviour**, v. 44, n. 3, p. 519-523, 1992.

BREED, M. D. et al. Thief workers and variation in nestmate recognition behavior in a ponerine ant, *Ectatomma ruidum*. **Insectes Sociaux**, v. 46, n. 4, p. 327-331, 1999.

BRISTOW, C. M. et al. Nest structure and colony cycle of the Allegheny mound ant, *Formica exsectoides* Forel (Hymenoptera: Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 39, n. 4, p. 385-402, 1992.

BROWN, W. L. JR. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, v. 118, p. 173-362, 1958. (Página 208, sinonímia senior de *concolor*).

BULL, J. J. Evolution of phenotypic variance. **Evolution**, v. 41, n. 2, p. 303–315, 1987.

BUSCHINGER, A. Sympatric speciation and radiative evolution of socially parasitic ants - Heretic hypotheses and their factual background. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 28, n. 4, p. 241-260, 1990.

BUSCHINGER, A. Social parasitism among ants: a review (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, v. 12, p. 219-235, 2009.

CADENA, A. et al. Inhibition de la ponte dans les sociétés polygynes de *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). **Actes des Colloques Insectes Sociaux**, v. 14, p. 87-93, 2001.

CARDOSO, D. C. et al. The role of fusion in ant chromosome evolution: insights from cytogenetic analysis using a molecular phylogenetic approach in the genus *Mycetophylax*. **PLoS One**, v. 9, n. 1, p. e87473, 2014.

CERQUERA, L. M.; TSCHINKEL, W. R. The nest architecture of the ant *Odontomachus brunneus*. **Journal of Insect Science**, v. 10, n. 64, p. 1-12, 2010.

CHAPUISAT, M.; GOUDET, J.; KELLER, L. Microsatellites reveal high population viscosity and limited dispersal in the ant *Formica paralugubris*. **Evolution**, v. 51, n. 2, p. 475-482, 1997.

CHÉRON, B. et al. Queen replacement in the monogynous ant *Aphaenogaster senilis*: supernumerary queens as life insurance. **Animal Behaviour**, v. 78, n. 6, p. 1317-1325, 2009.

CLÉMENCET, J.; VIGINIER, B.; DOUMS, C. Hierarchical analysis of population genetic structure in the monogynous ant *Cataglyphis cursor* using microsatellite and mitochondrial DNA markers. **Molecular Ecology**, v. 14, n. 2, p. 3735-3744, 2005.

COOK, O. F. The social organization and breeding habits of the cotton-protecting Kelep of Guatemala. **United States Department of Agriculture, Technical Series**, v. 10, p. 1-55, 1905.

COSARINSKY, M. I.; ROCES, F. The construction of turrets for nest ventilation in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*: import and assembly of building materials. **Journal of Insect Behavior**, v. 25, n. 3, p. 222-241, 2012.

CUPUL-MAGAÑA, F. G. Primera observación del comportamiento defensivo por muerte simulada de la hormiga *Ectatomma ruidum* (Roger, 1861) (Formicidae, Ponerinae). **Acta Zoológica Mexicana**, v. 25, n. 1, p. 199-201, 2009.

DE CARLI, P. et al. Études en milieu naturel du comportement de cleptobiose chez la fourmi néotropicale *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Ponerinae). **Actes des Colloques Insectes sociaux**, v. 11, p. 29-32, 1998.

DEBOUT, G. et al. Polydomy in ants: what we know, what we think we know, and what remains to be done. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 90, n. 2, p. 319-348, 2007.

DEJEAN, A.; BEUGNON, G.; LACHAUD, J. -P. Spatial components of foraging behavior in an African ponerine ant, *Paltothyreus tarsatus*. **Journal of Insect Behavior**, v. 6, n. 3, p. 271-285, 1993.

DEJEAN, A.; LACHAUD, J. -P. Ecology and behavior of the seed-eating ponerine ant *Brachyponera senaarensis* (Mayr). **Insectes Sociaux**, v. 41, n. 2, p. 191-210, 1994.

EMERY, C. Di Gattung *Dorylus* Fab. und die systematische Eintheilung der Formiciden. **Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere**, v. 8, p. 685-779, 1895.

EMERY, C. Notes sur les sous-familles des dorylines et ponérines (Famille des Formicides). **Annales de la Société Entomologique Belge**, v. 45, p. 32-54, 1901.

FEITOSA, R. M. et al. A new social parasite in the ant genus *Ectatomma* F. Smith (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae). **Zootaxa**, v. 1713, p. 47-52, 2008.

FÉNÉRON, R. et al. Discrimination of the social parasite *Ectatomma parasiticum* by its host sibling species (*E. tuberculatum*). **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 2013, p. 1-11, 2013.

FERNÁNDEZ F. Las hormigas cazadoras del género *Ectatomma* (Formicidae: Ponerinae) en Colombia. **Caldasia**, v. 16, n. 79, p. 551-564, 1991.

FOREL, A. A fauna das formigas do Brasil. **Boletim do Museu Paraense de História Natural**, Belém, v. 1, n. 2, p. 89-143, 1895.

FOWLER, K.; WHITLOCK, M. C. The distribution of phenotypic variance with inbreeding. **Evolution**, v. 53, n. 4, p. 1143-1156, 1999.

GARCÍA-PÉREZ, J. A. et al. Rutas de forrajeo utilizadas por *Ectatomma tuberculatum* O. (Hymenoptera, Ponerinae) en una plantación de cacao en el Soconusco, Chiapas, México. **Folia Entomológica Mexicana**, v. 82, p. 161-171, 1991.

GUÉNARD, B.; McGLYNN, T. P. Intraspecific thievery in the ant *Ectatomma ruidum* is mediated by food availability. **Biotropica**, v. 45, n. 4, p. 497-502, 2013.

HEINZE, J. The demise of the standard ant (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, v. 11, p. 9-20, 2008.

HEINZE, J.; TSUJI, K. Ant reproductive strategies. **Researches on Population Ecology**, v. 37, n. 2, p. 135-149, 1995.

HOLMAN, L. et al. Identification of an ant queen pheromone regulating worker sterility. **Proceeding of the Royal Society of London B**, v. 277, p. 3793-3800, 2010.

HORA, R. R. et al. Queen-size dimorphism in the ant *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Sociobiology**, v. 38, n. 3, p. 407-420, 2001.

HORA, R. R. et al. Small queens in the ant *Ectatomma tuberculatum*: a new case of social parasitism. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 59, n. 2, p. 285-292, 2005a.

HORA, R. R. et al. Facultative polygyny in *Ectatomma tuberculatum* (Formicidæ, Ectatomminæ). **Insectes Sociaux, v.** 52, n. 2, p. 194-200, 2005b.

HORA, R. R. et al. Egg cannibalism in a facultative polygynous ant: conflict for reproduction or strategy to survive? **Ethology**, v. 113, n. 9, p. 909-916, 2007.

HORA, R. R. et al. Social interactions between an inquiline ant, *Ectatomma parasiticum*, and its host, *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae, Ectatomminae). **Journal of Ethology**, v. 27, n. 2, p. 285-288, 2009.

IMAI, H. T. ; TAYLOR, R. W. ; CROZIER, R. H. Experimental bases for the minimum interaction theory. I. Chromosome evolution in ants of the *Myrmecia pilosula* species complex (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae). **Japanese Journal of Genetics**, v. 69, n. 2, p. 137-182, 1994.

KELLER, R. A. Cladistics of the tribe *Ectatommini* (Hymenoptera: Formicidae): A reappraisal. **Insect Systematics; Evolution**, v. 31, n. 1, p. 59-69, 2000.

KELLER, R. A. A phylogenetic analysis of ant morphology (Hymenoptera: Formicidae) with special reference to the poneromorph subfamilies. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 355, p. 1-90, 2011.

KHUONG, A. et al. A computational model of ant nest morphogenesis. In: LENAERTS, T. et al. (Org.): Advances in Artificial Life, ECAL 2011, Proceedings of the Eleventh European Conference on the Synthesis and Simulation of Living Systems. **Resumos**…The MIT Press, 2011. p. 404-411.

KLINGENBERG, C.; BRANDÃO, C. R. F.; ENGELS, W. Primitive nest architecture and small monogynous colonies in basal *Attini* inhabiting sandy beaches in southern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 42, n. 2, p. 121-126 2007.

KUGLER, C.; BROWN JR, W. L. Revisionary and other studies on the ant genus *Ectatomma*, including the descriptions of two new species. **Search: Agriculture (Cornell)**, n. 24, p. 1-8, 1982.

LACHAUD, J. -P.; FRESNEAU, D. Social regulation in primitive ants. In: DENEUBOURG, J. -L.; PASTEELS, J. M. (Org.). **From Individual Characteristics to Collective Organisation: the example of Social Insects**. Basel: Birkhäuser Verlag, 1987. p. 177-196.

LACHAUD, J. -P. et al. Polygynie et stratégies reproductrices chez une ponérine néotropicale, *Ectatomma ruidum*. **Actes des Colloques Insectes Sociaux**, v. 12, p. 53-59, 1999a.

LACHAUD, J. -P. et al. Queen dimorphism and reproductive capacity in the ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger. **Oecologia**, v. 120, n. 4, p. 515-523, 1999b.

LAPOLA, D. M.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; GIANNOTTI, E. Arquitetura de ninho da formiga neotropical *Ectatomma brunneum* F. Smith, 1858 (Formicidae: Ponerinae) em ambientes alterados. **Revista Brasileira de Zoociências**, Juiz de Fora, v. 5, n. 2, p. 177-188, 2003.

LATTKE, J. E. Phylogenetic relationships and classifications of Ectatommine ants (Hymenoptera: Formicidae). **Entomologica Scandinavica**, v. 25, n. 1, p. 105-119, 1994.

LeBRUN, E. G. ; MOFETT, M. ; HOLWAY, D. A. Convergent evolution of levee building behavior among distantly related ant species in a floodplain ant assemblage. **Insectes Sociaux**, v. 58, n. 2, p. 263-269, 2011.

LENOIR, J. -C. et al. The role of microgynes in the reproductive strategy of the neotropical ant *Ectatomma ruidum*. **Naturwissenschaften**, v. 98, n. 4, p. 347-356, 2011.

LEVINGS, S. C.; FRANKS, N. R. Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. **Ecology**, v. 63, n. 2, p. 338-344, 1982.

MAJER, J. D. ; DELABIE, J. H. C.; SMITH, M. R. B. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. **Biotropica**, v. 26, n. 1, p. 73-83, 1994.

MAYER, V. E.; VOGLMAYR, H. Mycelial carton galleries of *Azteca brevis* (Formicidae) as a multi-species network. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 276, n. 1671, p. 3265-3273, 2009.

McGLYNN, T. P. Polygyny in thief ants responds to competition and nest limitation but not food resources. **Insectes Sociaux**, v. 57, n. 1, p. 23-28, 2010.

MEDEIROS, M. A.; FOWLER, H. G.; BUENO, O. C. Ant (Hym., Formicidae) mosaic stability in Bahian cocoa plantations: implications for management. **Journal of Applied Entomology**, v. 119, n. 1-5, p. 411-414, 1995.

MEDINA, C. A. Nidificacion y patrones de distribucion espacial de nidos de hormigas en una sabana tropical, Carimagua: llanos orientales de Colombia. **Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle**, v. 2, n. 1,2, p. 31-42, 1994.

MOREAU, C. S. et al. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. **Science**, v. 312, n. 5770, p. 101-104, 2006.

MOREAU, C. S.; BELL, C. D. Testing the museum versus cradle tropical biological diversity hypothesis: phylogeny, diversification, and ancestral biogeographic range evolution of the ants. **Evolution**, v. 67, n. 8, p. 2240-2257, 2013.

MOSER, J. C. Complete excavation and mapping of a Texas leafcutting ant nest. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 99, n. 5, p. 891-897, 2006.

MOUSSEAU, T. A.; ROFF, D. A. Adaptation to seasonality in a cricket: patterns of phenotypic and genotypic variation in body size and diapause expression along a cline in season length. **Evolution**, v. 43, n. 7, p. 1483-1496, 1989.

NIJHOUT, H. F.; DAVIDOWITZ, G. Developmental perspectives on phenotypic variation, canalization, and fluctuating asymmetry. In: POLAK, M. (Org.). **Developmental stability: causes and consequences**. Oxford: Oxford University Press, Oxford, 2003. p. 3–13.

PAIVA, R. V. S.; BRANDÃO, C. R. F. Estudos sobre a organização social de *Ectatomma permagnum* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 49, n. 3, p. 783-792, 1989.

PAMILO, P. Evolution of colony characteristics in social insects. 2. Number of reproductive individuals. **The American Naturalist**, v. 138, n. 2, p. 412-433, 1991.

PEDERSEN, J. S.; BOOMSMA, J. J. Genetic analysis of colony structure in polydomous and polygynous ant populations. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 66, n. 1, p. 115-144, 1999.

PEETERS, C. et al. "Wall-papering" and elaborate nest architecture in the ponerine ant *Harpegnathos saltator*. **Insectes Sociaux**, v. 41, n. 2, p. 211-218, 1994.

PÉLABON, C. et al. *Evolution* of *variation* and *variability under fluctuating, stabilizing,* and *disruptive selection.* **Evolution**, v. 64, n. 7, p. 1912-1925, 2010.

PÉREZ-LACHAUD, G. et al. Biology and behavior of *Kapala* (Hymenoptera: Eucharitidae) attacking *Ectatomma*, *Gnamptogenys*, and *Pachycondyla* (Formicidae: Ectatomminae and Ponerinae) in Chiapas, Mexico. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 99, n. 3, p. 567-576, 2006.

PÉREZ -LACHAUD, G. et al. High prevalence but relatively low impact of two eucharitid parasitoids attacking the Neotropical ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). **Biological Control**, v. 52, n. 2, p. 131-139, 2010.

PÉREZ-LACHAUD, G.; VALENZUELA, J. E. ; LACHAUD, J. -P. Is increased resistance to parasitism at the origin of polygyny in a Mexican population of the ant *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera: Formicidae)? **Florida Entomologist**, v. 94, n. 3, p. 677-684, 2011.

PIE, M. R. Foraging ecology and behaviour of the ponerine ant *Ectatomma opaciventre* Roger in a Brazilian savannah. **Journal of Natural History**, v. 38, n. 6, p. 717-729, 2004.

POTEAUX, C. et al. Isolation of polymorphic microsatellite loci in the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum*. **Molecular Ecology Notes**, v. 3, n. 4, p. 635-637, 2003.

RABELING, C.; BROWN, J. M.; VERHAAGH, M. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 105, n. 39, p.14913-14917, 2008.

ROBSON, S. K. A.; KOHOUT, R. J. Evolution of nest-weaving behaviour in arboreal nesting ants of the genus *Polyrhachis* Fr. Smith (Hymenoptera: Formicidae). **Australian Journal of Entomology**, v. 44, n. 2, p. 164-169, 2005.

ROHE, W.; MASCHWITZ, U. Carton nest building and trophobiont manipulation in the south-east Asian ant *Dolichoderus sulcaticeps* (Mayr 1870) (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Natural History**, v. 37, n. 23, p. 2835-2848, 2003.

SANTAMARÍA, C.; ARMBRECH, I.; LACHAUD, J. -P. Nest distribution and food preferences of *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera: Formicidae) in shaded and open cattle pastures of Colombia. **Sociobiology**, v. 53, n. 2B, p. 517-541, 2009.

SAVOLAINEN, R.; VEPSÄLÄINEN, K. Sympatric speciation through intraspecific social parasitism. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 100, n. 12, p. 7169-7174, 2003.

SCHATZ, B. et al. Existence de microgynes chez la fourmi ponérine *Ectatomma ruidum* Roger. **Actes des Colloques Insectes Sociaux**, v. 10, p. 169-173, 1996.

SCHATZ, B. et al. Densité et distribution des nids chez la fourmi *Ectatomma ruidum* Roger (*Hymenoptera*; *Formicidae*). **Actes des Colloques Insectes sociaux**, v. 11, p. 19-28, 1998.

SCHATZ, B.; LACHAUD, J. -P. Effect of high nest density on spatial relationships in two dominant ectatommine ants (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 51, n. 3, p. 623-643, 2008.

SCHMIDT, C. Molecular phylogenetics of ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Zootaxa**, v. 3647, n 2, p. 201–250, 2013.

SCHULTZ, D. L. The evolution of phenotypic variance with iteroparity. **Evolution**, v. 43, n.2, p. 473-475, 1989.

SMITH, F. **Catalogue of hymenopterous insects in the collection of the British Museum,** Part VI. Formicidae. London: Taylor and Francis. 1858. 280p.

STEARNS, S. C. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. **Bioscience**, v. 39, n. 7, p. 436-445, 1989.

STEINER, F. M.; CROZIER, R. H.; SCHLICK-STEINER, B. C. Colony structure. In: LACH, L.; PARR, C. L.; ABBOTT, K. L. (Org.). **Ant Ecology**. Oxford: Oxford University Press, 2010. p. 177-193.

SUNDSTRÖM, L. Sex allocation and colony maintenance in monogyne and polygyne colonies of *Formica truncorum* (Hymenoptera, Formicidae) - The impact of kinship and mating structure. **The American Naturalist**, v. 146, n. 2, p. 182-201, 1995.

TOFOLO, V. C. et al. Polydomy in the ant *Ectatomma opaciventre*. **Journal of Insect Science**, v. 14, n. 21, p. 1-16, 2014.

TSCHINKEL, W. R. The nest architecture of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. **Journal of Insect Science**, v. 4, n. 21, p. 1-19, 2004.

TSCHINKEL, W. R. The nest architecture of the ant, *Camponotus socius*. **Journal of Insect Science**, v. 5, n.9, p. 1-18, 2005.

TSCHINKEL, W. R. The nest architecture of three species of north Florida *Aphaenogaster* ants. **Journal of Insect Science**, v. 11, n. 105, p. 1-30, 2011.

VALENZUELA-GONZÁLEZ, J.; LÓPEZ-MÉNDEZ, A.; LACHAUD, J. -P. Activity patterns and foraging activity in nests of *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera: Formicidae) in cacao plantations. **Southwestern Entomologist**, v. 20, n. 4, p. 507-515, 1995.

VEPSÄLÄINEN, K. et al. Genetic differentiation between the ant *Myrmica rubra* and its microgynous social parasite. **Insectes Sociaux**, v. 56, n. 4, p. 425-437, 2009.

VIEIRA, A. S.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Populational fluctuation and nest architecture of *Ectatomma brunneum* (Hymenoptera, Formicidae) in remaining areas of pasture, Dourados - MS, Brasil. **Sociobiology**, v. 47, n. 1, p. 275-287, 2006.

VIEIRA, A. S.; ANTONIALI-JUNIOR, W. F., FERNANDES, W. D. Modelo arquitetônico de ninhos da formiga *Ectatomma vizottoi* Almeida (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 51, n. 4, p. 489-493, 2007.

VIEIRA, A. S.; FERNANDES, W. D.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Behavioral differentiation and ovarian development of unmated gynes, queens, and workers of *Ectatomma vizottoi* Almeida 1987 (Formicidae, Ectatomminae). **Psyche** , v. 2012, p. 1-8, 2012.

VOLIS, S.; MENDLINGER, S.; WARD, D. Differentiation in populations of *Hordeum spontaneum* along a gradient of environmental productivity and predictability: life history and local adaptation. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 77, n. 4, p. 479–490, 2002.

WARD, P. S. Taxonomy, Phylogenetics, and Evolution. In: LACH, L.; PARR, C. L.; ABBOTT, K. L. (Org.). **Ant Ecology**. Oxford: Oxford University Press, 2010. p. 3-17.

WAYNE, R. K. al. A morphologic and genetic study of the island fox, *Urocyon littoralis*. **Evolution**, v. 45, n. 8, p. 1849–1868, 1991.

WEBER, N. A. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v. 48, n. 1, p. 1-16, 1946.

WHEELER, D. E. *Ectatomma tuberculatum*: foraging biology and association with *Crematogaster* (Hymenoptera; Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 79, n. 2, p. 300-303, 1986.

WHEELER, W. M. Courtship of the Calobatas. The Kelep ant and the courtship of its mimic, *Cardiacephala myrmex*. **Journal of Heredity**, v. 15, n. 12, p. 485-495, 1924.

WILSON, E. O. *Tropical social* parasites in the ant genus *Pheidole*, with an analysis of the anatomical parasitic syndrome (Hymenoptera: Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 31, n. 3, p. 316-334. 1984.

WINTERHALTER, W. E.; MOUSSEAU, T. A. Patterns of phenotypic and genetic variation for the plasticity of diapause incidence. **Evolution**, v. 61, n. 7, p. 1520-1531, 2007.

ZINCK, L. et al. The role of breeding system on ant ecological dominance: genetic analysis of *Ectatomma tuberculatum.* **Behavioral Ecology**, v. 18, n. 4, p. 701-708, 2007.

ZINCK, L. et al. Low intraspecific aggression level in the polydomous and facultative polygynous ant *Ectatomma tuberculatum*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 126, n. 3, p. 211-216, 2008.

12

Dieta das Poneromorfas Neotropicais

Carlos Roberto F. Brandão, Lívia Pires do Prado,
Mônica A. Ulysséa, Rodolfo S. Probst, Victor Alarcon

Resumo

A estrutura da fauna e da vegetação das florestas tropicais é profundamente afetada pelas distintas funções que as formigas exercem nas cadeias alimentares. Como principais predadores e herbívoros em sua escala de tamanho, desempenham importante papel na história evolutiva de muitos organismos e na dinâmica ecológica das florestas tropicais, ao longo de uma história evolutiva de mais de 100 milhões de anos. Mostram enorme variedade de técnicas ofensivas e defensivas estereotipadas que empregam nas muitas circunstâncias a que são submetidas, em especial, na captura de suas presas. As formigas Poneromorfas (*sensu* BOLTON, 2003) compreendem um grupo informal que reúne diversas subfamílias de Formicidae denominadas "formigas caçadoras", pois compartilham hábitos essencialmente predadores. Como tais, mostram uma dieta baseada em proteínas, forrageando presas utilizando hábitos variáveis, geralmente de forma solitária, mas há registros de emboscadas realizadas em grupos. Quanto à especificidade na escolha de presas, existe um gradiente que vai desde espécies totalmente dependentes de uma espécie de presa a formigas generalistas em alto grau. Estudos sobre a evolução das estratégias de forrageamento permanecem raros e são na sua maior parte anedóticos e incompletos, com poucas informações sobre o comportamento e a dieta das espécies destas formigas. Reunimos aqui as informações publicadas sobre a dieta das espécies das formigas Poneromorfas que ocorrem na região Neotropical, registrando ainda informações referentes a habitats, modos de nidificação e de forrageamento, mesmo nos casos em que não há registro algum sobre dieta. Nos casos onde foi possível somar um número significativo de registros de dieta para as espécies, indicamos então a preferência alimentar geral para o gênero.

BRANDÃO, Carlos Roberto F.; PRADO, Lívia Pires do; ULYSSÉA, Mônica A.; PROBST, Rodolfo S.; ALARCON, Victor. Dieta das Poneromorfas Neotropicais. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 145-161.

Abstract

Diet of Neotropical poneromorph ants - The fauna and vegetation structure of tropical forests is profoundly affected by the different roles that ants perform via their food chains. Being the main predators and herbivores for their size scale, ants play important roles in the evolutionary history of many organisms and in the ecological dynamics of tropical forests, a process which has experienced an history of more than 100 million years. Ants show a huge variety of stereotypical offensive and defensive techniques that they employ in the many circumstances to which they are subjected to, in particular capturing their prey. The poneromorph ants (*sensu* Bolton's 2003 work) comprise an informal group encompassing several subfamilies of Formicidae, collectively called "hunting ants" since they share primarily predatory habits. As such, they have a protein-based diet, foraging for prey using variable habits, usually by solitary hunters, but there are records of ambushes carried out in groups. With regard to the specificity in their prey choice, there is a gradient ranging from species that are fully dependent on a species of prey to broad generalists. Studies on the evolution of foraging strategies remain uncommon and are mostly anecdotal and incomplete, with little information on the behaviour and diet of the species concerned. In this chapter we have assembled published information about the diet of poneromorph ants that occur in the Neotropical region, with accompanying information on habitats, nesting and foraging modes, even in cases where there is no record regarding diet. In cases where it was possible to add a significant number of records of diet for the species, we indicate the feeding preference for the genus.

Introdução

Formigas poneromorfas são conhecidas por seus hábitos predadores, mas é importante ter em mente que, como grande parte dos insetos holometábolos, a dieta dos adultos é diferente da dos imaturos. Em geral, poneromorfas coletam pequenos artrópodos com os quais alimentam suas larvas, mas os adultos ingerem apenas alimentos líquidos em quantidade relativamente pequena, que obtêm de nectários florais e extraflorais ou da hemolinfa de suas presas (açucares e ácidos graxos). Seria mais correto afirmar que as larvas são predadoras e os adultos oportunistas. Grande parte da energia armazenada enquanto larva é utilizada pelos adultos, que se alimentam para repor seus gastos energéticos, pois não crescem após atingir este estágio de vida e, consequentemente, têm baixos requisitos protéicos.

Para compor o presente capítulo buscamos apenas informações publicadas sobre dieta das espécies das subfamílias poneromorfas; registramos outras informações como as referentes a habitats, modos de nidificação e de forrageamento nos casos em que não há registro algum sobre dieta. Buscamos inicialmente referências citadas no Catálogo de Bolton (BOLTON, 2014) e no livro *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia* (JIMÉNEZ et al., 2008), além dos trabalhos de descrição original; deste conjunto de literatura base, reunimos as informações aqui apresentadas.

O conhecimento sobre a dieta dos poneromorfos é exíguo e não permite ainda generalizações, a não ser em casos especiais. Nos casos onde foi possível somar um número significativo de registros de dieta, indicamos então a preferência alimentar geral para o gênero, o que não implica dizer que será impossível no futuro aperfeiçoar ou mesmo corrigir esta informação.

AMBLYOPONINAE
Paraprionopelta

Descrita apenas com base em machos coletados em Tucumán, Argentina, *Paraprionopelta minima* Kusnezov, 1955 é a única espécie conhecida para o gênero; sua biologia é desconhecida e sua classificação questionada. Kusnezov (1963) discute que na realidade esta espécie pode ter sido descrita com base em machos de *Stigmatomma degenerata* (Borgmeier, 1957).

Prionopelta

O gênero compreende 15 espécies distribuídas nas regiões Australásia, Indomalaia, Afrotropical e Neotropical (BOLTON, 2014). Dentre as cinco espécies presentes no Neotrópico, as informações acerca de preferência alimentar são restritas à espécie *P. amabilis* Borgmeier, 1949 que aceitou, em condições de laboratório, dipluros campodeídeos e quilópodes geofilomorfos (HÖLLDOBLER; WILSON, 1986; HÖLLDOBLER et al., 1992; ARIAS -PENNA, 2008a). Ito e Billen (1998) registraram que a rainha de *P. kraepelini* Forel, 1905, que ocorre na Indonésia, alimenta-se de insetos, da hemolinfa das próprias larvas (87% das atividades de alimentação) e de ovos tróficos colocados pelas operárias; suas larvas também foram vistas alimentando-se deste último item.

Stigmatomma

Na literatura não há registro sobre a especificidade da dieta das 14 espécies Neotropicais reconhecidas para o gênero dentre as 70 espécies válidas, sendo 68 atuais e duas fósseis (BOLTON, 2014). *Stigmatomma pallipes* (Haldeman, 1844), com distribuição Neártica e *S. pluto* Gotwald; Lévieux, 1972, circunscrita à região Afrotropical, alimentam-se de quilópodes litobiomorfos e geofilomorfos (BROWN, 1960; GOTWALD; LÉVIEUX, 1972). Já a espécie paleártica *S. silvestrii* (Wheeler, 1928) tem preferência por geofilomorfos (MASUKO, 1986). Estes exemplos apontam a existência de uma dieta altamente especializada. Pouco se pode afirmar sobre as espécies Neotropicais. Entretanto, Silva e Brandão (2010), estudando padrões morfométricos na delimitação de guildas de formigas da Mata Atlântica, caracterizaram as espécies como predadoras especializadas.

ECTATOMMINAE
Ectatomma

O gênero é exclusivamente Neotropical e caracterizado pela dieta omnívora. As espécies são predadoras, sobretudo de diferentes artrópodes, visitam nectários extraflorais e ainda coletam líquidos açucarados liberados tanto por frutas quanto por hemípteros membracídeos e afídeos (DELABIE et al., 2000a; LATTKE, 2003; ARIAS-PENNA, 2008b; BRANDÃO et al., 2009). *Ectatomma* reúne 16 espécies válidas, 15 atuais e uma espécie fóssil *incertae sedis* (*E. gracile* Emery, 1891); dentre as espécies atuais, sete apresentam algum registro sobre dieta conforme a Tabela 12.I:

TABELA 12.I – Dieta conhecida para as espécies de *Ectatomma* que ocorrem na região Neotropical.

ESPÉCIE	DIETA CONHECIDA
E. brunneum Smith, 1858	Recolhem restos de animais e plantas, consomem néctar extrafloral e líquidos açucarados liberados por hemípteros, especialmente membracídeos (ARIAS-PENNA, 2008b).
E. edentatum Roger, 1863	Frutas e sementes (PIZO; OLIVEIRA, 2000 citado por ARIAS-PENNA, 2008b).
E. opaciventre (Roger, 1861)	Dieta composta em sua maioria por insetos himenópteros, especialmente formigas; além de Coleoptera, Lepidoptera, aranhas e sementes (TOFOLO et al., 2011).
E. permagnum Forel, 1908	Predadora generalista de artrópodes – o estudo das câmaras de lixo desta espécie revelou a predominância de fragmentos de formigas dos gêneros *Camponotus* e *Pheidole*, além de Coleoptera, Isoptera (*Cornitermes*), Heteroptera, Hymenoptera (Halictidae), Ensifera e Blattodea. Não protegem nectários (PAIVA; BRANDÃO, 1989).
E. ruidum (Roger, 1860)	Dieta omnívora com base principalmente em artrópodes (como moscas, grilos, membracídeos e cupins), além de líquidos açucarados de nectários extraflorais e liberados por afídeos (BREED et al., 1990; ARIAS-PENNA, 2008b).
E. tuberculatum (Olivier, 1792)	Predam pequenos invertebrados como formigas, vespas, pupa de abelhas, larva de Lepidoptera, cupins, caracois, quilópodes, além de explorarem nectários extraflorais e buscarem líquidos açucarados liberados por membracídeos e afídeos (ARIAS-PENNA, 2008b).
E. vizottoi Almeida Filho, 1987	No interior dos ninhos foram encontrados pedaços de artrópodes, em especial isópodes (VIEIRA et al., 2007).

Gnamptogenys

O gênero possui ampla distribuição geográfica nas regiões Neártica, Neotropical, Oriental e Australiana (LATTKE, 2003; LATTKE et al., 2004). Dentre as 146 espécies reconhecidas, sendo 140 atuais e seis fósseis, 93 ocorrem na região Neotropical (BOLTON, 2014). *Gnamptogenys* reúne formigas predadoras com diferentes graus de especialização (LATTKE, 1995, 2003; BRANDÃO et al., 2009). De modo geral, as espécies capturam suas presas ao nível do solo (LATTKE, 2003). Algumas espécies do grupo *rastrata* são especializadas em predar Diplopoda (LATTKE, 1995), enquanto o grupo *striatula* é composto por formigas predadoras generalistas (LATTKE, 1995; BRANDÃO et al., 2009). Em outros grupos há espécies arborícolas que predam uma ampla diversidade de artrópodes (BRANDÃO et al., 2009) e espécies que predam apenas outras espécies de formigas (LATTKE, 1995, 2003), Tabela 12.II.

TABELA 12.II – Dieta conhecida para as espécies de *Gnamptogenys* que ocorrem na região Neotropical.

ESPÉCIE	DIETA CONHECIDA
G. acuminata (Emery, 1896)	Coleoptera (LATTKE et al., 2008). Além disso, no interior dos ninhos foram encontrados partes de Blattodea, Dermaptera e Hemiptera (LATTKE, 1990; LATTKE et al., 2008).
G. annulata (Mayr, 1887)	Preferência em predar Coleoptera, mas também alimentam-se de Dermaptera, Heteroptera (Aradidae), Isoptera, formigas e pseudoescorpiões (LATTKE et al., 2008; LONGINO, 2010). Longino (2010) encontrou no interior de um ninho restos de uma rainha de *Pheidole cephalica* Smith, 1858 [atualmente *P. vorax* (Fabricius, 1804)] e um macho de *Camponotus*.
G. banksi (Wheeler, 1930)	Diplopoda e Chilopoda (LATTKE, 1995; LATTKE et al., 2008).
G. bispinosa (Emery, 1890)	Diplopoda, com registros dos gêneros *Trichomorpha* e *Epinannolene* (LATTKE, 1995; LATTKE et al., 2008; LONGINO, 2010) e Chilopoda (LONGINO, 2010).
G. bruchi (Santschi, 1922)	Formigas do gênero *Trachymyrmex* e outras formigas cortadeiras (KEMPF; BROWN, 1968; LATTKE, 1995).
G. concinna (Smith, 1858)	Formigas do gênero *Heteroponera*, Hemiptera (Pentatomidae), Heteroptera (Aradidae) e Coleoptera (Cerambycidae, Chrysomelidae, Histeridae, Passalidae, Platypodidae e Tenebrionidae) (LATTKE, 1995; LONGINO, 2010).
G. extra Lattke, 1995	No ninho foram encontrados restos de Coleoptera e de formigas do gênero *Atta* (LATTKE, 1990; LATTKE et al., 2008).
G. hartmani (Wheeler, 1915)	Observações sugerem que a espécie pode ser predadora especializada em formigas do gênero *Trachymyrmex* (KEMPF; BROWN, 1968; LONGINO, 2010).
G. horni (Santschi, 1929)	Parece ter preferência por formigas do gênero *Pheidole* e por Coleoptera (LATTKE, 1990, 1995; PRATT, 1994; LONGINO, 2010), mas no interior de seus ninhos foram encontrados restos de outros artrópodes (LATTKE et al., 2008).
G. ingeborgae Brown, 1993	Diplopoda, com registros para a espécie *Oxidus gracilis* (Koch, 1847) e o gênero *Spirobolida*, além de imaturos de Chilopoda encontrados no ninho (BROWN, 1993; LATTKE, 1995; LATTKE et al., 2008).
G. mecotyle Brown, 1958	Diplopoda (LATTKE et al., 2008).
G. mordax (Smith, 1858)	Coleoptera (Staphylinidae), Diplopoda (LATTKE, 1990; LATTKE et al., 2008) e restos de larva de Elateridae encontrados no ninho (LONGINO, 2010).
G. perspicax Kempf; Brown, 1970	Diplopoda (LATTKE, 1995; LATTKE et al., 2008).
G. pleurodon (Emery, 1896)	Formigas do gênero *Pheidole* e vespas parasitoides (LATTKE et al., 2008).
G. porcata (Emery, 1896)	Foi observado um ninho com restos de Coleoptera (Scolytidae, Bostrichidae, Curculionidae) e Isopoda (LATTKE, 1995; LATTKE et al., 2008).
G. rastrata (Mayr, 1866)	Diplopoda (LATTKE, 1995).
G. regularis Mayr, 1870	Preferência por Coleoptera e formigas, com registro de *Pseudomyrmex* (LATTKE, 1990, 1995; PRATT, 1994; LATTKE et al., 2008; LONGINO, 2010).
G. schmitti (Forel, 1901)	Diplopoda (LATTKE, 1995, 2002).
G. semiferox Brown, 1958	Diplopoda (LATTKE, 1995).
G. simulans (Emery, 1896)	Annelida (LONGINO, 2010).
G. striatula Mayr, 1884	Diversas ordens de insetos (LATTKE et al., 2008).
G. strigata (Norton, 1868)	Foram encontrados no ninho restos de larvas de Lepidoptera, Diptera (adultos e larvas), larvas de Coleoptera e Isopoda (LATTKE et al., 2008, LONGINO, 2010). Foram observadas operárias predando formigas *Camponotus albicoxis* Forel (Longino, 2010).

ESPÉCIE	DIETA CONHECIDA
G. sulcata (Smith, 1858)	Foram encontrados no ninho fragmentos de Heteroptera (Araridae) mortos (LONGINO, 2010).
G. triangularis (Mayr, 1887)	Diplopoda (LATTKE, 1995; LATTKE et al., 2008).
G. volcano Lattke, 1995	Diplopoda (LATTKE, 1995).
G. vriesi Brandão; Lattke, 1990	Registro de uma operária carregando um Diplopoda entre as mandíbulas (BRANDÃO; LATTKE, 1990).
G. wheeleri (Santschi, 1929)	Foram encontrados no ninho adultos de Diptera (Nematocera) (LONGINO, 2010).

Typhlomyrmex

Gênero exclusivamente Neotropical que reúne sete espécies (BOLTON, 2014) caracterizadas como predadoras especialistas criptobióticas (BRANDÃO et al., 2009). Dentre estas apenas *T. meire* Lacau, Villemant; Delabie, 2004 possui dieta conhecida, alimentando-se de imaturos da formiga *Acropyga fuhrmanni* (Forel, 1914) (LACAU et al., 2004; BRANDÃO et al., 2009).

HETEROPONERINAE
Acanthoponera

Este gênero exclusivamente Neotropical apresenta quatro espécies amplamente distribuídas, desde o sul de Veracruz, México, até o noroeste da Argentina. Conhecemos pouco sobre a biologia deste gênero de hábito arbóreo (ARIAS-PENNA; FERNÁNDEZ, 2008) e praticamente nada sobre sua dieta (FEITOSA, 2011). *Acanthoponera goeldii* Forel, 1912 e *A. mucronata* (Roger, 1860) foram coletadas visitando iscas atrativas de sardinha em azeite comestível em área de Floresta Atlântica de Altitude na Serra do Mar paulista (FEITOSA, 2011); *A. peruviana* Brown, 1958 foi capturada em armadilha do tipo *pitfall* no Pará; e operárias e gines de *A. minor* (Forel, 1899) foram observadas em goiabeiras (LONGINO, 2010). Brandão e colaboradores (2009) apontam o gênero como predador.

Heteroponera

Heteroponera é constituído por seis espécies distribuídas na Austrália e Nova Zelândia, e 13 espécies no Neotrópico. Os ninhos de *Heteroponera* são normalmente encontrados no interior de troncos em decomposição, entre as camadas da serapilheira e eventualmente na vegetação (FEITOSA, 2011). As espécies estudadas em laboratório – *H. dentinodis* (Mayr, 1887) e *H. dolo* (Roger, 1860) – aceitam preferencialmente larvas e adultos de *Tenebrio mollitor* Linnaeus, 1758 (Coleoptera: Tenebrionidae), larvas de *Alphitobius* (Coleoptera: Tenebrionidae), adultos de *Folsomia candida* Willem, 1902 (Collembola), larvas de *Drosophila* (Diptera) e mel diluído em água (FRANÇOSO, 1995). Na natureza, operárias foram observadas transportando pequenos artrópodes para o ninho (FEITOSA, 2011). Exemplares de *H. dolo* e *H. inermis* (Emery, 1894) foram observados atraídos a iscas de sardinha dispostas na vegetação em Mata Atlântica (FEITOSA, 2011).

PARAPONERINAE
Paraponera

Paraponera clavata (Fabricius, 1775), única espécie do gênero, nidifica em árvores, é caracterizada como predadora generalista de insetos, além de visitar carcaça e explorar nectários extraflorais (YOUNG; HERMANN, 1980; BREED; BENNET, 1985; LATTKE, 2003).

PONERINAE
Anochetus

O gênero possui distribuição global, com ocorrência nas regiões tropicais, subtropicais e temperadas. Dentre as 114 espécies atuais e oito fósseis reconhecidas, 26 ocorrem na região Neotropical (BOLTON, 2014). Nidificam em troncos podres, sob a casca das árvores, no solo, em cupinzeiros e podem ser arborícolas (FEITOSA et al., 2012; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). A dieta conhecida é composta de insetos (BRANDÃO et al., 2009; BROWN, 1978; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014), outros artrópodes, pequenos gastrópodes e minhocas (BRANDÃO et al., 2009). Algumas espécies parecem ter preferência por predar cupins do gênero *Nasutitermes*, como é o caso da espécie Afrotropical *A. traegordhi* Mayr, 1904 (SCHATZ et al., 1999), Tabela 12.III.

Tabela 12.III – Dieta conhecida para as espécies de *Anochetus* que ocorrem na região Neotropical.

ESPÉCIE	DIETA CONHECIDA
A. bispinosus (Smith, 1858)	Encontrado no ninho um espécime de Coleoptera (Histeridae) (SMITH, 1858).
A. emarginatus (Fabricius, 1804)	Parece ser predadora de cupins *Nasutitermes* (DEJEAN; OLMSTEAD, 1997; SCHATZ et al., 1999).
A. inermis André, 1889	Em condições de laboratório, a colônia foi alimentada com larva de *Tribolium castaneum* (Herbst, 1797) (Tenebrionidae) (WHEELER, 1936).
A. miserabilis González-Campero; Elizalde, 2008	Forrageiam na lixeira de *Acromyrmex hispidus* Santschi, 1925 e predam ninfas de grilos e de cupins (GONZÁLEZ-CAMPERO; ELIZALDE, 2008).

Belonopelta

Este gênero exclusivamente Neotropical reúne duas espécies, *B. attenuata* Mayr, 1870 e *B. deletrix* Mann, 1922 (BOLTON, 2014). Informações sobre os hábitos do gênero são escassas; a presença de olhos vestigiais nas operárias sugere que as espécies tenham hábitos criptobióticos (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). O conhecimento acerca da dieta está restrito à *B. deletrix*, que segundo Wilson (1955) aparenta ter preferência por Diplura (com registro para Campodeidae e Japygidae) e em condições de laboratório, além dos dipluros, aceitou quilópodes (Geophilidae) e Hemiptera (Cicadellidae).

Centromyrmex

O gênero está amplamente distribuído nas regiões tropicais do mundo, com o maior número de espécies presentes na região Afrotropical (BOLTON; FISHER, 2008). *Centromyrmex* inclui atualmente 15 espécies e duas subespécies, sendo que apenas três espécies ocorrem na região Neotropical (BOLTON, 2014). Em geral, muitas espécies (possivelmente todo o gênero) nidificam dentro de galerias ou próximo a ninhos de cupins, especialmente de *Syntermes* (KEMPF, 1966; MILL, 1982a; DEJEAN; FÉNÉRON, 1993, 1996, 1999; DELABIE, 1995; BOLTON; FISHER, 2008; BRANDÃO et al., 2009), onde predam seus hospedeiros (LATTKE, 2003). Determinadas espécies predam grande variedade de cupins enquanto outras são mais especializadas (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). As operárias são cegas e dificilmente são encontradas fora de cupinzeiros (WHEELER, 1936; DEJEAN; FÉNÉRON, 1999), Tabela 12.IV.

Cryptopone

O gênero possui distribuição cosmopolita, reúne 23 espécies e uma subespécie, sendo que o maior número de espécies ocorre na Ásia e apenas uma espécie ocorre na região Neotropical, *C. holmgreni* (Wheeler, 1925) (BOLTON, 2014). Sabe-se muito pouco sobre este gênero, o único registro de dieta é para a espécie Paleártica *C. sauteri* (WHEELER, 1906), que preda Diptera e larvas de Coleoptera (IMAI et al., 2003).

Dinoponera

O gênero, exclusivamente Neotropical, reúne oito espécies e duas subespécies (BOLTON,

TABELA 12.IV – Dieta conhecida para as espécies de *Centromyrmex* que ocorrem na região Neotropical.

ESPÉCIE	DIETA CONHECIDA
C. alfaroi Emery, 1890	Isoptera, especialmente do gênero *Syntermes* (LUEDERWALDT, 1926; MANN, 1934; BORGMEIER, 1937; WHEELER, 1936; KEMPF, 1966; LEVIEUX, 1976; MILL, 1982a; GRASSE, 1986; DEJEAN; FÉNÉRON, 1993; DELABIE, 1995). Além disso, há registros de operárias nidificando em ninhos de *Cornitermes cumulans* (Kollar, 1832) (GALLEGO-ROPERO et al., 2013), indicando provavelmente que *C. alfaroi* preda cupins desta espécie.
C. brachycola (Roger, 1861)	Isoptera, com registros para *Syntermes wheeleri* Emerson, 1945 (LUEDERWALDT, 1926; KEMPF, 1967) e *C. cumulans* (GALLEGO-ROPERO, 2013).
C. gigas Forel, 1911	Isoptera, com registros para *Syntermes wheeleri* Emerson, 1945 (LUEDERWALDT, 1926; KEMPF, 1967), *Syntermes* sp. (DELABIE, 1995); *Velocitermes heteropterus* (Silvestri, 1901) (MARINS et al., 2009) e *C. cumulans* (GALLEGO-ROPERO, 2013).

2014) predadoras generalistas de artrópodes, gastrópodes terrestres, anelídeos e consumidoras oportunistas de frutas e outras fontes de alimentos açucarados (OLDHAM et al., 1994; HERMANN et al., 1994; PAIVA; BRANDÃO, 1995; FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002; LATTKE, 2003; MONNIN et al., 2003; ARAÚJO; RODRIGUES, 2006; BRANDÃO et al., 2009; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Oportunamente são saprófagas, podendo ser encontradas visitando cadáveres de pequenos mamíferos (FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002; BRANDÃO et al., 2009), Tabela 12.V.

Hypoponera

O gênero possui distribuição cosmopolita, reunindo 147 espécies atuais, 29 subespécies e uma fóssil, das quais 48 espécies atuais foram registradas até hoje na região Neotropical (BOLTON, 2014). A biologia dessas espécies é pouco conhecida, mas pode-se afirmar que a maioria é predadora generalista de pequenos artrópodes (BRANDÃO et al., 2009; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014), enquanto poucas espécies são consideradas predadoras especialistas, como a espécie Afrotropical *H.* prox. *coeca* especializada em Collembola (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990), Tabela 12.VI.

Leptogenys

Gênero de distribuição cosmopolita, reúne 212 espécies, sendo 211 atuais e uma fóssil, e 27 subespécies (BOLTON, 2014; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014), das quais 83 espécies são registradas para a região Neotropical. De modo geral, a maioria das formigas deste gênero é predadora especializada de isópodes terrestres (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) (DEJEAN, 1997; DEJEAN; EVRAERTS, 1997). Estudos em localidades distintas na Venezuela apontaram que locais com abundância notável de colônias de *Leptogenys* coincidiram com a presença de populações abundantes de oniscídeos (LATTKE, 2011), fato também assinalado em estudos realizados no México e Camarões (DEJEAN, 1997). Na literatura há o registro da predação de dermápteros por uma espécie oriental de *Leptogenys* (STEGHAUS-KOVAC; MASCHWITZ, 1993); de cupins por espécies afrotropicais do grupo *nitida* (MILL, 1982a), além de isópodes e anfípodes (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Wheeler

TABELA 12.V – Dieta conhecida para as espécies de *Dinoponera* que ocorrem na região Neotropical.

ESPÉCIE	DIETA CONHECIDA
D. australis Emery, 1901	Segundo observações realizadas no conteúdo das câmaras de lixo dos ninhos, deduz-se que a dieta desta espécie seja composta por uma variedade de insetos como Coleoptera, Heteroptera, Blattodea e alados de formigas (PAIVA; BRANDÃO, 1995).
D. gigantea (Perty, 1833)	Foram encontrados em seus ninhos Fungi (Basidiomycota), Angiosperma (semente e fruto), Insecta (Orthoptera, Hymenoptera, Isoptera, Coleoptera (adulto e larva), Odonata, Blattodea, Hemiptera (Cicadellidae, Cicadidae, Pentatomidae), Lepidoptera (adulto, pupa e larva), Arachnida (Araneae, Opiliones), Chilopoda (Scolopendromorpha), Diplopoda (Polydesmida), Turbellaria, Gastropoda (Pulmonata) e partes de artrópodes não identificáveis (FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002).
D. quadriceps Kempf, 1971	Foram encontrados em seus ninhos Angiosperma (fruto de Myrtaceae: *Eugenia*), sementes não identificáveis, Insecta (Diptera, Lepidotera, Hemiptera, Orthoptera: Tettigonidae, Coleoptera, Hymenoptera: Vespidae), Arachnida (Araneae), Chilopoda, Diplopoda, Mollusca, Annelida (Oligochaeta) e partes de animais não identificáveis (ARAÚJO; RODRIGUES, 2006).

TABELA 12.VI – Dieta conhecida para as espécies de *Hypoponera* que ocorrem na região Neotropical.

ESPÉCIE	DIETA CONHECIDA
H. distinguenda (Emery, 1890)	Foram observadas operárias predando uma minhoca (LONGINO, 2010).
H. ergatandria (Forel, 1893)	Parece ter preferência por Collembola e outros microartrópodes (SEIFERT, 2013).
H. parva (Forel, 1909)	Foram observadas operárias predando um Diptera (Tabanidae) (LONGINO, 2010).
H. opaciceps (Mayr, 1887)	Predadora de pequenos artrópodes (DASH, 2011).

(1933) aponta a possível especialização da espécie australiana *L. neutralis* Forel, 1907 em predar rainhas de outras espécies de formigas. Witte e Maschwitz (2000) apontam o comportamento legionário e hábitos alimentares generalistas para espécies orientais. A tabela 12.VII contém informações sobre a dieta para algumas espécies encontradas na região Neotropical.

Odontomachus

Este gênero, predominantemente composto por formigas relativamente grandes, é conhecido por 69 espécies (67 atuais e duas fósseis) e uma subespécie (BOLTON, 2014). Destas, 26 espécies estão distribuídas na região Neotropical e somente para quatro temos o registro sobre a dieta de adultos e/ou larvas. *Odontomachus*, com suas mandíbulas-armadilha cujo mecanismo de fechamento é sensível e extremamente rápido, de modo a possibilitar a captura de presas velozes (GRONENBERG et al., 1998), é comumente descrito como predador generalista (DELABIE et al., 2000a; LATTKE, 2003; FERNÁNDEZ, 2008) de artrópodes (BROWN, 1976), gastrópodes e minhocas (BRANDÃO et al., 2009). Contudo, algumas espécies têm preferência por predar cupins (EHMER; HÖLLDOBER, 1995). Indivíduos de *Odontomachus* foram observados predando ovos da mariposa *Eupalamides cyparissias* (Fabricius, 1776) (Lepidoptera: Castiniidae) (MARIAU, 2000 citado em DELGADO; COUTURIER, 2003), Tabela 12.VIII.

Tabela 12.VII – Dieta conhecida para as espécies de *Leptogenys* que ocorrem na região Neotropical.

ESPÉCIE	DIETA CONHECIDA
L. bohlsi Emery, 1896	Isópodes terrestres (LENKO, 1966).
L. donisthorpei Mann, 1922	Isópodes terrestres (DEJEAN, 1997; DEJEAN; EVRAERTS, 1997; DEJEAN et al., 1999b).
L. elongata (Buckley, 1866)	Isópodes terrestres (WHEELER, 1904).
L. famelica Emery, 1896	Observação de uma operária carregando um opilião falangídeo (Opiliones: Phalangiidae) (LATTKE; LONGINO, 2009).
L. gatu Lattke, 2011	Observação de uma operária carregando um isópode sobre a cabeça (LATTKE; LONGINO, 2009; LATTKE, 2011).
L. ingens Mayr, 1866	Isópodes terrestres (LATTKE, 2011).
L. manni Wheeler, 1923	Isópodes terrestres (TRAGER; JOHNSON, 1988).
L. maxillosa (F. Smith, 1858)	Esta espécie invasora de origem africana preda isópodes terrestres (LATTKE, 2011).
L. montuosa Lattke, 2011	Ninho coletado na vegetação de praia com restos de isópodes terrestres em seu interior (LATTKE, 2011).
L. sianka Lattke, 2011	Dejean (1997) observou esta espécie atraindo isópodes terrestres (Bathytropidae) para o seu ninho. Espécie referida como *L. mexicana* por Dejean (1997) (LATTKE, 2011).
L. unistimulosa Roger, 1863	Preda isópodes terrestres e cupins *Termes fatalis* Linnaeus, 1758 (MILL, 1982a; LATTKE, 2011).
L. volcanica Lattke, 2011	Isópodes terrestres (LATTKE, 2011).
L. wheeleri Forel, 1901	Dejean e Evraerts (1997) sugerem que esta espécie seja capaz de atrair isópodes terrestres para o ninho através de substância química.

TABELA 12.VIII – Dieta conhecida para as espécies de *Odontomachus* que ocorrem na região Neotropical.

ESPÉCIE	DIETA CONHECIDA
O. affinis Guérin-Méneville, 1844	Foram observadas alimentando-se de mel e água açucarada oferecidos em condições de laboratório, porém rejeitaram cupins (BORGMEIER, 1920).
O. bauri Emery, 1892	Predam uma variedade grande de invertebrados (Oligochaeta, Isopoda, Chilopoda, Aranea, Opiliones, Collembola, Blattodea, Ensifera, Hemiptera, Coleoptera e Hymenoptera, Lepidoptera e Diptera), mas tem predileção por cupins dos gêneros *Amitermes* e, majoritariamente, *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) (EHMER; HÖLLDOBLER, 1995).
O. chelifer (Latreille, 1802)	Os adultos predam preferencialmente cupins (FERNÁNDEZ, 2008).
O. haematodes fuscus Stitz, 1925	Dieta omnívora com base em lagartas, moscas, besouros, pequenos hemípteros, açúcar e aceita alimentos como pão (WHEELER, 1900; FERNÁNDEZ, 2008).

As "***Pachycondyla***": a recente publicação sobre a classificação da subfamília Ponerinae (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014) dividiu *Pachycondyla* em 19 gêneros, dos quais cinco ocorrem na região Neotropical (*Mayaponera*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Pseudoponera* e *Rasopone*).

Mayaponera

É um gênero Neotropical distribuído desde El Salvador até a Bolívia e sudeste do Brasil (MG) (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Muito pouco se sabe sobre os hábitos da única espécie do gênero, *M. constricta* (Mayr, 1884). Wilkie e colaboradores (2010) caracterizam a espécie como forrageadora solitária que caça presas vivas, predominantemente durante a noite (BAENA, 1993). Há observações que indicam que esta espécie usa deslocamento em *tandem* para recrutar companheiras de ninho à fonte de alimento (S. LEVINGS, comunicação pessoal citada em HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

Neoponera

É um gênero exclusivamente Neotropical com 54 espécies descritas, apresenta diversidade morfológica e comportamental relativamente grande em comparação aos gêneros de Ponerinae (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Conhecemos muito pouco sobre a maior parte das espécies do gênero, uma vez que os estudos concentram-se nos grupos de espécies *apicalis*, *laevigata* e *villosa*. Fresneau (1985) relatou, a partir da observação de um ninho, que a alimentação de *N. apicalis* era composta por 20% de restos de frutas e carcaças de vertebrados e 80% de um conjunto de 12 ordens de artrópodes. Espécies do grupo *apicalis* forrageiam principalmente em busca de insetos e de outros artrópodes, mas também por carcaça de vertebrados, frutas e fontes de néctar (FRESNEAU, 1985; FRESNEAU; DUPUY, 1988; WILD, 2002; LONGINO, 2010). Já as três espécies de *Neoponera* que antigamente faziam parte de *Termitopone* – *N. commutata* (Roger, 1860), *N. laevigata* (Smith, 1858) e *N. marginata* (Roger, 1861) – são predadoras especializadas de cupins; a preferência por uma determinada espécie de cupim está relacionada com o tamanho corporal da presa em relação ao tamanho da formiga (WHEELER, 1936; MILL, 1984). Cabe ressaltar que os líquidos açucarados extraídos de nectários extraflorais e de corpúsculos müllerianos são importantes, sobretudo, na dieta das espécies arbóreas (YU; DAVIDSON, 1997; LONGINO, 2010). A Tabela 12.IX contém informações sobre a dieta de algumas espécies.

Tabela 12.IX – Dieta conhecida para as espécies de *Neoponera* que ocorrem na região Neotropical.

ESPÉCIE	DIETA CONHECIDA
N. apicalis Forel, 1901	Preda larvas de Lepidoptera, Coleoptera (FRESNEAU, 1985) e Diptera (Tabanidae) (LONGINO, 2010), além de cupins (WILD, 2005). Com auxílio de suas mandíbulas, coletam gotas de água e líquidos açucarados (FRESNEAU; DUPUY, 1988).
N. commutata (Roger, 1860)	Atacam apenas colunas superficiais de cupinzeiros, predando especialmente as espécies *Syntermes molestus* (Burmeister, 1839), *S. solidus* Emerson, 1945 e *S. calvus* Emerson, 1945 (WHEELER, 1936; MILL, 1982a, 1982b, 1984). Alimentam-se ainda das espécies *S. chaquimayensis* (Holmgren, 1906), *S. territus* Emerson, 1925, *S. snyderi* Emerson, 1925, *S. grandis* (Rambur, 1842) e *S. brasiliensis* Holmgren, 1911 (WHEELER, 1936; MILL, 1984).
N. laevigata (Smith, 1858)	Wheeler (1936) relata uma coluna de cerca de 500 operárias que carregavam entre as mandíbulas de um a cinco operários ou soldados de cupins das espécies *Amitermes beaumonti* Banks, 1918 e *Heterotermes tenuis* (Hagen, 1858).
N. luteola (Roger, 1861)	Explora nectrários extraflorais e corpúsculos Müllerianos (YU; DAVIDSON, 1997)
N. marginata (Roger, 1861)	Especialistas em ataques massivos a ninhos de cupins (MILL, 1984).
N. obscuricornis (Emery, 1890)	Indivíduos observados alimentando-se diretamente do produto da decomposição de fungos que cresciam em troncos de árvores (BAENA, 1993).
N. verenae Forel, 1922	Predam uma ampla variedade de insetos, como grilos, baratas, cupins e larvas de Lepidoptera (OLIVEIRA; HÖLLDOBLER, 1991; LONGINO, 2010).
N. villosa (Fabricius, 1804)	Predam cupins (MACKAY; MACKAY, 2010), mas também se alimentam de néctar extraído de nectrários extraflorais e de corpúsculos Müllerianos (LONGINO, 2010). Distribuem os líquidos açucarados coletados as suas companheiras de ninho (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990)

Pachycondyla

Após a revisão de Schmidt e Shattuck (2014), reúne 11 espécies atuais circunscritas ao Neotrópico, além de 18 espécies fósseis e seis espécies *incertae sedis*. Pouco sabemos sobre o comportamento e a dieta das espécies de *Pachycondyla* que, presumivelmente, são predadoras generalistas e detritívoras (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Longino (2010) observou uma operária de *P. purpurascens* Forel, 1899 capturando uma operária do gênero *Gnamptogenys*. *Pachycondyla crassinoda* (Latreille, 1802) preda cupins dos gêneros *Cornitermes, Labiotermes* e *Syntermes* (MILL, 1982a). Em laboratório, *P. harpax* (Fabricius, 1804) aceitou gema de ovo e açúcar, mas ignorou os cupins oferecidos (WHEELER, 1900). Overal (1987) afirmou que esta espécie alimenta-se de miriápodes e insetos de corpo mole. Garcia-Péréz e colaboradores (1997) observaram *P. harpax* predando cupins da espécie *Gnathamitermes tubiformans* (Buckley 1863). Já *P. striata* Smith, 1858 coleta e consome frutos e sementes (PIZO; OLIVEIRA, 2000; PASSOS; OLIVEIRA, 2003), hábito exclusivo dentre do que conhecemos para as espécies do gênero.

Pseudoponera

Reúne seis espécies com ocorrência para as porções tropicais das Américas e da Australásia, das quais nada sabemos sobre a preferência alimentar (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). *Pseudoponera stigma* (Fabricius, 1804) é amplamente distribuída nestas regiões (WETTERER, 2012), *P. pachynoda* (Clark, 1930) é restrita à Austrália, enquanto as demais espécies estão circunscritas ao Neotrópico (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Estes autores afirmam que a natureza heterogênea das espécies dificulta a extrapolação para a caracterização da ecologia e do comportamento do gênero e que, provavelmente, a maioria das espécies é generalista e detritívora.

Rasopone

É um gênero Neotropical com ocorrência do Sul do México ao Sul do Brasil (SC), compreende 11 espécies (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Com relação à dieta, as únicas informações disponíveis são que operárias têm sido coletadas em armadilhas subterrâneas iscadas com salsicha, além de serem atraídas por carniça (MACKAY; MACKAY, 2010; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014).

Platythyrea

O gênero *Platythyrea* está amplamente distribuído, com exceção das regiões Neártica e Paleártica (LATTKE, 2003), e compreende 44 espécies, sendo 38 atuais e seis fósseis, das quais somente nove ocorrem na região Neotropical (BOLTON, 2014; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Na literatura não há registro sobre a especificidade da dieta das espécies Neotropicais, assim como para praticamente todas as espécies. Brown (1975) afirmou que cupins devem fazer parte da dieta de *Platythyrea*. Arnold (1915) registrou que *P. arnoldi* Forel, 1913 alimenta-se de adultos de besouros, especialmente de Tenebrionidae. Villet e colaboradores (1990) observaram que adultos das espécies africanas *P. arnoldi* Forel, 1913 e *P. schultzei* Forel, 1910 alimentam-se da secreção liberada por suas larvas na base do tubérculo presente no sétimo segmento abdominal (trofalaxia), representando uma fonte de nutrientes em época de escassez de recursos.

Simopelta

Este gênero conta com 21 espécies válidas registradas apenas para a região Neotropical (BOLTON, 2014; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Wheeler (1935) sugeriu que estas formigas poderiam alimentar-se de larvas de insetos ou de cupins subterrâneos. Hermann (1968) observou densas colunas de *Simopelta* atacando ninhos de *Pheidole* durante o forrageio. *Simopelta oculata* Gotwald; Brown, 1966 preda também outras formigas além de *Pheidole* (GOTWALD; BROWN, 1966; MACKAY; MACKAY, 2008), enquanto *S. transversa* Mackay; Mackay, 2008 é especializada em predar espécies de *Pheidole* (MACKAY; MACKAY, 2008).

Thaumatomyrmex

Thaumatomyrmex é exclusivamente Neotropical e reúne 12 espécies (BOLTON, 2014). Nidificam em colônias relativamente pequenas com até 15 indivíduos adultos; operárias forrageiam individualmente à procura de presas (BRANDÃO et al., 2009). O formato do clípeo e das mandíbulas, incomum em Ponerinae, fez com que muitos autores sugerissem que o gênero poderia possuir alto grau de especialização (WHEELER, 1914; WEBER, 1939,

KEMPF, 1975). Através de observações das espécies *T. atrox* Weber, 1939 e *T. contumax* Kempf, 1975 foi descrito pela primeira vez o comportamento predatório especializado em miriápodes Polyxenidae (BRANDÃO et al. 1991; DELABIE et al., 2000b), mostrando que as mandíbulas são usadas para segurar a presa enquanto as formigas utilizam cerdas tarsais para retirar todas as cerdas ocas preenchidas por substâncias urticantes que recobrem os miriápodes; a presa livre das cerdas é então oferecida às outras operárias e às larvas (BRANDÃO et al., 1991, BRANDÃO et al., 2009). Esse comportamento parece ser universal em todo gênero (EISNER et al., 1996; JAHYNY et al., 2008; RABELLING et al., 2012; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014).

PROCERATIINAE
Discothyrea

Discothyrea é um gênero amplamente distribuído, contando com oito espécies para a região Neotropical das 34 espécies válidas (32 atuais e duas fósseis) (BOLTON, 2014). Não há registros sobre a biologia ou dieta das espécies Neotropicais. Ninhos de *D. bidens* Clark, 1928, circunscrita à Austrália, coletados por Philip F. Darlington continham em seu interior numerosos ovos de artrópodos, possivelmente de aranhas ou quilópodes (BROWN, 1957), sugerindo a existência de uma dieta altamente especializada. Delabie e colaboradores (2000a) analisando características de forrageamento, alimentação e nidificação de formigas de solo e de serapilheira definem o gênero como predador especialista; a preferência alimentar é por ovos de artrópodes (SOSA-CALVO et al., 2008). A espécie afrotropical *D. oculata* Emery, 1901 é predadora especializada em ootecas de aranhas *Ariadna* (DEJEAN; DEJEAN, 1998; DEJEAN et al., 1999a; BRANDÃO et al., 2009). Silva e Brandão (2010) caracterizam as espécies Neotropicais *D. neotropica* Bruch, 1919 e *D. sexarticulata* Borgmeier, 1954 como hipogéicas generalistas, a partir do estudo dos padrões morfométricos para a delimitação de guildas de formigas da Mata Atlântica.

Probolomyrmex

Este é o gênero menos estudado de Proceratiinae; das 26 espécies válidas, apenas quatro têm distribuição restrita ao Neotrópico. Taylor (1965) propôs que as espécies de *Probolomyrmex* compartilham os hábitos alimentares com os demais representantes da tribo, à época o gênero *Platythyrea*. Atualmente, *Probolomyrmex* pertence à tribo Probolomyrmecini, próxima de Proceratiini (*Discothyrea* + *Proceratium*), compartilhando caracteres morfológicos que nos permitem inferir seu hábito predador especializado. Esta caracterização é corroborada pela observação de indivíduos de *Probolomyrmex dammermani* Wheeler, 1928, com distribuição Indo-Australiana, predando diplópodos da ordem Polyxenida (ITO, 1998).

Proceratium

Assim como para os outros dois gêneros de Proceratiinae, há escassa informação sobre a biologia e a dieta de *Proceratium*. As poucas publicações (DELABIE et al., 2000a; LATTKE, 2003; BRANDÃO et al., 2009) referem-se ao gênero como predador especializado de ovos de artrópodos, notadamente de aranhas com base nas observações feitas pelo eminente mirmecólogo William L. Brown Jr. (1957, 1979). O gênero é cosmopolita e dentre as 82 espécies válidas (77 atuais e cinco fósseis), 15 ocorrem no neotrópico.

Referências

ARAÚJO, A.; RODRIGUES, Z. Foraging behavior of the queenless ant *Dinoponera quadriceps* Santschi (Hymenoptera: Formicidae). **Neotropical Entomology**, vol. 35, n. 2, p. 159-164, 2006.

ARIAS-PENNA, T. M. Subfamilia Amblyoponinae. In: JIMÉNEZ E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T. M.; LOZANO-ZAMBRANO F. H. (Eds.). **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia.** Bogotá, Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2008a. p. 41-51.

ARIAS-PENNA, T. M. Subfamilia Ectatomminae. In: JIMÉNEZ E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T. M.; LOZANO-ZAMBRANO F. H. (Eds.). **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia.** Bogotá, Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2008b. p. 53-107.

ARIAS-PENNA, T. M.; FERNÁNDEZ, F. Subfamilia Heteroponerinae. In: JIMÉNEZ E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T. M.; LOZANO-ZAMBRANO F. H. (Eds.). **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia.** Bogotá, Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2008. p. 109-117.

ARNOLD, G. A monograph of the Formicidae of South Africa. Part I. Ponerinae, Dorylinae. **Annals of the South African Museum**, vol. 14, p. 1-159, 1915.

BAENA, M. L. Hormigas cazadoras del género *Pachycondyla* (Hymenoptera: Ponerinae) de la Isla Gorgona y la planicie pacífica colombiana. **Boletin del Museo de Entomología de la Universidad del Valle**, vol. 1, n. 1, p. 13-21, 1993.

BOLTON, B. **An online catalog of the ants of the world.** 2014. Disponível em: <http://www.antcat.org/catalog>. Acesso em: 04 mar. 2014.

BOLTON, B.; FISHER, B. L. Afrotropical ants of the ponerine genera *Centromyrmex* Mayr, *Promyopias* Santschi gen. rev. and *Feroponera* gen. n., with a revised key to genera of African Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae). **Zootaxa**, vol. 1929, p. 1-37, 2008.

BORGMEIER, T. Zur Lebensweise von *Odontomachus affinis* Guerin. **Zeitschrift des Deutschen Vereins für Wissenschaft und Kunst in São Paulo**, vol. 1, p. 31-38, 1920.

BORGMEIER, T. Formigas novas ou pouco conhecidas da América do Sul e Central, principalmente do Brasil (Hym. Formicidae). **Archivos do Instituto de Biologia Vegetal**, vol. 3, n. 2, p. 217-255, 1937.

BRANDÃO, C. R. F.; LATTKE, J. E. Description of a new Ecuadorean *Gnamptogenys* species (Hymenoptera: Formicidae), with a discussion on the status of the *Alfaria* group. **Journal of the New York Entomological Society**, vol. 98, p. 489-494, 1990.

BRANDAO, C. R. F.; DINIZ, J. L. M.; TOMOTAKE, E. M. *Thaumatomyrmex* strips millipedes for prey: a novel predatory behaviour in ants, and the first case of sympatry in the genus (Hymenoptera: Formicidae). **Insectes Sociaux**, vol. 38, p. 335-344, 1991.

BRANDÃO, C. R. F.; SILVA, R. R.; DELABIE, J. C. H. Formigas. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Eds.). **Bioecologia e nutrição de insetos. Base para o manejo integrado de pragas.** Brasília, DF, Embrapa Informação Tecnológica, 2009. p. 323-370.

BREED, M. D.; BENNET, B. Mass recruitment to nectar sources in *Paraponera clavata*: A field study. **Insectes Sociaux**, vol. 32, n. 2, p. 198-208, 1985.

BREED, M. D.; ABEL, P.; BLEUZE, T. J.; DENTON, S. E. Thievery, home ranges, and nestmate recognition in *Ectatomma ruidum*. **Oecologia**, vol. 84, p. 117-121, 1990.

BROWN, W. L., Jr. Predation of arthropod eggs by the ant genera *Proceratium* and *Discothyrea*. **Psyche**, vol. 64, p. 115, 1957.

BROWN, W. L., Jr. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, vol. 122, p. 143-230, 1960.

BROWN, W. L., Jr. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cylindromyrmecini, Acanthostichini, and Aenictogitini. **Search Agriculture Entomology**, vol. 5, n. 1, p. 1-115, 1975.

BROWN, W. L., Jr. Contributions toward on a reclassification of Formicidae. VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction, subtribal characters. Genus *Odontomachus*. **Studia Entomologica**, vol. 19, p. 67-171, 1976.

BROWN, W. L., Jr. Contributions toward on a reclassification of Formicidae. VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section B. Introduction, subtribal characters. Genus *Anochetus*. **Studia Entomologica**, vol. 20, p. 549-638, 1978.

BROWN, W. L., Jr. A remarkable new species of *Proceratium* with dietary and other notes on the genus (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche**, vol. 86, p. 337-346, 1979.

BROWN, W. L., Jr. Two new species of *Gnamptogenys*, and an account of millipede predation by one of them. **Psyche**, vol. 99, p. 275-289, 1993.

DASH, S. T. **A taxonomic revision of the New World *Hypoponera* Santschi, 1938 (Hymenoptera: Formicidae).** Texas, USA, Doctoral dissertation, University of Texas at El Paso, 2011. 277 p.

DEJEAN, A. Distribution of colonies and prey specialization in the ponerine genus *Leptogenys* (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, vol. 29, p. 292-300, 1997.

DEJEAN, A.; DEJEAN, A. How a ponerine ant acquired the most evolved mode of colony foundation. **Insectes Sociaux**, vol. 45, n. 3, p. 343-346, 1998.

DEJEAN, A.; EVRAERTS, C. Predatory behavior in the genus *Leptogenys*: A comparative study. **Journal of Insect Behavior**, vol. 10, p. 177-191, 1997.

DEJEAN, A.; FÉNÉRON, R. Polygynie et forme de polymorphisme chez une Ponerinae. **Actes des Colloques Insectes Sociaux**, vol. 8, p. 179-182, 1993.

DEJEAN, A.; FÉNÉRON, R. Polymorphism and oligogyny in the ponerine ant *Centromyrmex bequaerti*. **Insectes Sociaux**, vol. 43, n. 1, p. 87-99, 1996.

DEJEAN, A.; FÉNÉRON, R. Predatory behaviour in the ponerine ant, *Centromyrmex bequaerti*. A case of termitolesty. **Behavioural Processes**, vol. 47, n. 2, p. 125-133, 1999.

DEJEAN, A.; OLMSTED, I. Ecological studies on *Aechmea bracteata* (Swartz) (Bromeliaceae). **Journal of Natural History**, v.31, p. 1313-1334, 1997.

DEJEAN, A.; GRIMAL, A.; MALHERBE, M. C.; SUZZONI, J. P. From specialization in spider egg predation to an original nesting mode in a "primitive" ant: a new kind of lestobiosis. **Naturwissenschaften**, vol. 86, n. 3, p. 133-137, 1999a.

DEJEAN, A.; SCHATZ, B.; ORIVEL, J.; BEUGNON, G.; LACHAUD, J. P.; CORBARA, B. Feeding preferences in African ponerine ants: A cafeteria experiment (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, vol. 34, n. 3, p. 555-568, 1999b.

DELABIE, J. H. C. Inquilinismo simultaneo de duas especies de *Centromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae) em cupinzeiros de *Syntermes* sp. (Isoptera, Termitidae, Nasutermitinae). **Revista Brasileira de Entomologia**, vol. 39, p. 605-609, 1995.

DELABIE, J. H. C.; AGOSTI, D.; NASCIMENTO, I. C. Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. In: AGOSTI, D.; MAJER, J. D; ALONSO, L. T.; SCHULTZ, T. (Eds.). **Sampling Ground-dwelling Ants: Case Studies from the World's Rain Forests.** Perth, Australia, Curtin University School of Environmental Biology Bulletin 18, 2000a. p. 1–17.

DELABIE, J. H. C.; FRESNEAU, D.; PEZON, A. Notes on the ecology of *Thaumatomyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) in southeast Bahia, Brazil. **Sociobiology**, vol. 36, p. 571-584, 2000b.

DELGADO, C.; COUTURIER, G. Relationships between *Mauritia flexuosa* and *Eupalamides cyparissias* in the Peruvian amazon. **Palms**, vol. 47, n. 2, p. 104-106, 2003.

EHMER, B.; HÖLLDOBLER, B. Foraging behavior of *Odontomachus bauri* on Barro Colorado Island, Panama. **Psyche**, vol. 102, p. 215-24, 1995.

EISNER, T.; EISNER, M.; DEYRUP, M. Millipede defense: use of detachable bristles to entangle ants. **Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America**, vol. 93, p. 10848-10851, 1996.

FEITOSA, R. S. M. **Revisão taxonômica e análise filogenética de Heteroponerinae (Hymenoptera, Formicidae).** São Paulo, Brasil, Tese de doutorado, Programa de Pós-graduação em Entomologia, Universidade de São Paulo, 2011. 297 p.

FEITOSA, R. M.; LACAU, S.; ROCHA, W. D.; OLIVEIRA, A. R.; DELABIE, J. H. C. A giant new arboreal species of the ant genus *Anochetus* from Brazil (Formicidae, Ponerinae). **Annales de la Société Entomologique de France**, v. 48, p. 253-259, 2012.

FERNÁNDEZ, F. Subfamilia Ponerinae s. str. In: JIMÉNEZ E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T. M.; LOZANO-ZAMBRANO F. H. (Eds.). **Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia.** Bogotá, Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2008. p. 123-218.

FOURCASSIÉ, V.; OLIVEIRA, P. S. Foraging ecology of the giant Amazonian ant *Dinoponera gigantea* (Hymnoptera, Formicidae, Ponerinae): activity schedule, diet and spatial foraging patterns. **Journal of Natural History**, vol. 36, p. 2211-2227, 2002.

FRANÇOSO, M. F. L. **Biologia e Taxonomia de *Heteroponera* Mayr, 1887 Neotropicais (Hymenoptera: Formicidae).** São Paulo, Brasil, Dissertação de mestrado, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 1995. 125 p.

FRESNEAU, D. Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. **Insectes Sociaux**, vol. 32, n. 2, p. 109-116, 1985.

FRESNEAU, D.; DUPUY, P. A study of polyethism in a ponerine ant: *Neoponera apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). **Animal Behaviour**, vol. 36, p. 1389-1399, 1988.

GALLEGO-ROPERO, M. C. **Coabitação e interação entre formigas e cupins em ninhos de *Cornitermes cumulans* em áreas de cerrado e pastagem no Brasil Central.** Brasília, Brasil, Tese de doutorado em Biologia animal, Universidade de Brasília, 2013. 99 p.

GALLEGO-ROPERO, M. C.; FEITOSA, R. M.; PUJOL-LUZ, J. R. Formigas (Hymenoptera, Formicidae) associadas a ninhos de *Cornitermes cumulans* Kollar (Isoptera, Termitidae) no cerrado do Planalto Central do Brasil. **Entomobrasilis**, vol. 6, n. 1, p. 97-101, 2013.

GARCIA-PÉREZ, J. A.; BLANCO-PIÑON, A.; MERCADO-HERNÁNDEZ, R.; BADII, M. El comportamiento depredador de *Pachycondyla harpax* Fabr. sobre *Gnathamitermes tubiformans* Buckley en condiciones de cautiverio. **Southwestern Entomology**, vol. 22, n. 3, p. 345-353, 1997.

GONZÁLEZ-CAMPERO, M. C.; ELIZALDE, L. A new species of *Anochetus* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerini) from Argentina and Paraguay, associated with leaf cutter ants. **Entomotropica**, v. 23, p. 97-102, 2008.

GOTWALD, W. H.; BROWN, W. The ant genus *Simopelta* (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche**, vol. 73, p. 261-277, 1966.

GOTWALD, W. H.; LÉVIEUX, J. Taxonomy and biology of a new West African ant belonging to the genus *Amblyopone* (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, vol. 65, p. 383-396, 1972.

GRASSE, P. P. **Termitologie III: Comportement, Socialite, Ecologie, Evolution, Systematique**. Paris, France, Masson, 1986. 715 p.

GRONENBERG, W.; BRANDÃO, C. R. F.; DIETZ, B. H.; JUST, S. Trap-jaws revisited: the mandible mechanism of the ant *Acanthognathus*. **Physiological Entomology**, vol. 23, n. 3, p. 227-240, 1998.

HERMANN, H. R. The hymenopterous poison apparatus VII. *Simopelta oculata* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Journal of the Georgia Entomological Society**, vol. 3, p. 163-166, 1968.

HERMANN, H. R.; BLUM, M. S.; WHEELER, J. W.; OVERAL, W. L.; SCHMIDT, J. O.; CHAO, J. T. Comparative anatomy and chemistry of the venom apparatus and mandibular glands in *Dinoponera grandis* (Guérin) and *Paraponera clavata* (F.) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Annals of the Entomological Society of America**, vol. 77, n. 3, p. 272-279, 1994.

HÖLLDOBLER, B.; OBERMAYER, M.; WILSON, E. O. Communication in the primitive cryptobiotic ant *Prionopelta amabilis* (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology**, vol. 170, p. 9-16, 1992.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. Ecology and behavior of the primitive cryptobiotic ant *Prionopelta amabilis* (Hymenoptera: Formicidae). **Insectes Sociaux**, vol. 33, p. 45-58, 1986.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants.** Cambridge, USA, Harvard University Press, XII + 732 p. 1990.

IMAI, H. T.; KIHARA, A.; KONDOH, M.; KUBOTA, M.; KURIBAYASHI, S.; OGATA, K.; ONOYAMA, K.; TAYLOR, R. W.; TERAYAMA, M.; TSUKII, Y.; YOSHIMURA, M.; UGAVA, Y. **Ants of Japan.** Tokyo, Japan, Gakken Co., 2003. p. 224.

ITO, F. Colony composition and specialized predation on millipedes in the enigmatic ponerine ant genus *Probolomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae). **Insectes Sociaux**, vol. 45, p. 79-83, 1998.

ITO, F.; BILLEN, J. Larval hemolymph feeding and oophagy: behavior of queen and workers in the primitive ponerine ant *Prionopelta kraepelini* (Hymenoptera: Formicidae). **Belgian Journal of Zoology**, vol. 128, n. 2, p. 201-209, 1998.

JAHYNY, B.; LACAU, S.; DELABIE, J. H. C.; FRESNEAU, D. Le genre *Thaumatomyrmex* Mayr 1887, cryptique et prédateur spécialiste de Diplopoda Penicillata. In: JIMÉNEZ E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T. M.; LOZANO-ZAMBRANO F. H. (Eds.). **Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia.** Bogotá, Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2008. p. 329-346.

JIMÉNEZ, E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T. M.; LOZANO-ZAMBRANO, F. H. (Eds.). **Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia.** Bogotá, Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2008. p. xiv + 609.

KEMPF, W. W. A synopsis of the Neotropical ants of the genus *Centromyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica**, vol. 9, p. 401-410, 1966.

KEMPF, W. W. Three new South American ants (Hym. Formicidae). **Studia Entomologica**, vol. 10, p. 353-360, 1967.

KEMPF, W. W. A revision of the Neotropical ponerine ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica**, vol. 18, p. 95-126, 1975.

KEMPF, W. W.; BROWN, W. L., Jr. Report on some Neotropical ant studies. **Papeis Avulsos de Zoologia**, vol. 22, p. 89-102, 1968.

KUSNEZOV, N. Un nuevo carácter de importância filogenética en las hormigas (Hymenoptera, Formicidae). **Dusenia**, vol. 6, p.183-186, 1955.

KUSNEZOV, N. Zoogeografía de las hormigas em Sudamérica. **Acta Zoológica Lilloana**, vol. 19, p. 25-186, 1963.

LACAU, S.; VILLEMANT, C.; DELABIE, J. H. C. *Typhlomyrmex meire*, a remarkable new species endemic to Southern Bahia, Brazil (Formicidae: Ectatomminae). **Zootaxa**, vol. 678, p. 1-23, 2004.

LATTKE, J. E. Revisión del género *Gnamptogenys* Roger en Venezuela (Hymenoptera: Formicidae). **Acta Terramaris**, vol. 2, p. 1-47, 1990.

LATTKE, J. E. Revision of the ant genus *Gnamptogenys* in the New World (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Hymenoptera Research**, vol. 4, p. 137-193, 1995.

LATTKE, J. E. Nuevas especies de *Gnamptogenys* Roger, 1863 de América (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Entomotropica**, vol. 17(2), p. 135-144, 2002.

LATTKE, J. E. Subfamilia Ponerinae. In: FERNÁNDEZ, F. (Ed.). **Introducción a las hormigas de la región Neotropical.** Bogotá, Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2003. p. 261-276.

LATTKE, J. E. Revision of the New World species of the genus *Leptogenys* Roger (Insecta: Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Arthopod Systematics; Phylogeny**, vol. 69, n. 3, p. 127-264, 2011.

LATTKE, J. E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS-PENNA, T. M.; PALACIO, E. E.; MACKAY, W.; MACKAY, E. Género *Gnamptogenys* Roger. In: JIMÉNEZ E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T. M.; LOZANO-ZAMBRANO F. H. (Eds.). **Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia.** Bogotá, Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2008. p. 66-100.

LATTKE, J. E.; FERNÁNDEZ, F.; PALACIO, E. E. Una nueva especie de *Gnamptogenys* y comentarios sobre las especies del género en Colombia y Ecuador. **Iheringia**, vol. 94, p. 341-349, 2004.

LATTKE, J.; LONGINO, J. ***Leptogenys* of Costa Rica.** 2009. Disponível em: <http://academic.evergreen.edu/projects/ants/genera/leptogenys/home.html>. Acesso em: 25 mar. 2014.

LENKO, K. A formiga *Leptogenys bohlsi* como predadora de isópodos (Hymenoptera: Formicidae). **Papeis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, vol. 19, p. 59-61, 1966.

LEVIEUX, J. Etude de la structure du nid de quelques especes terricoles de fourmis tropicales. **Annales de l'Université d'Abidjan, Serie C., Sciences**, vol. 12, p. 23-34, 1976.

LONGINO, J. T. **Ants of Costa Rica.** 2010. Disponível em: <http://www.evergreen.edu/ants/AntsofCostaRica.html>. Acesso em: 11 jun. 2014.

LUEDERWALDT, H. Observações biológicas sobre formigas brasileiras, especialmente do Estado de São Paulo. **Revista do Museu Paulista**, vol. 14, p. 185-304, 1926.

MACKAY, W. P.; MACKAY, E. Revision of the ants of the genus *Simopelta* Mann. In: JIMÉNEZ E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T. M.; LOZANO-ZAMBRANO F. H. (Eds.). **Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia.** Bogotá, Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2008. p. 285-328.

MACKAY, W. P.; MACKAY, E. **The systematics and biology of the New World ants of the genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae).** Lewiston, USA, Edwin Mellon Press, 2010. p. 642.

MANN, W. M. Stalking ants, savage and civilized. **National Geographic Magazine**, vol. 66, p. 171-192, 1934.

MARINS, A.; VARGA, E. S.; SANDOVAL, S.; DE SOUZA, O. Tamanho e isolamento afetam coabitação de cupinzeiros por formigas? In: **Resumos do XXVII Encontro Anual de Etologia e I Simpósio Latino-Americano de Etologia.** Bonito, Mato Grosso do Sul, Brasil, 2009. p. 138.

MASUKO, K. Larval hemolymph feeding: a non-destructive parental cannibalism in the primitive ant *Amblyopone silvestrii* (Wheeler) (Hymenoptera: Formicidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, vol. 19, p. 249-255, 1986.

MILL, A. E. Faunal studies on termites (Isoptera) and observations on their ant predators. **Revista Brasileira de Entomologia**, vol. 26, p. 253-260, 1982a.

MILL, A. E. Emigration of a colony of the giant termite hunter, *Pachycondyla commutata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae). **Entomologist's Monthly Magazine**, vol. 118, p. 243-245, 1982b.

MILL, A. E. Predation by the ponerine ant *Pachycondyla commutata* on termites of the genus *Syntermes* in Amazonian rain forest. **Journal of Natural History**, vol. 18, n. 3, p. 405-410, 1984.

MONNIN, T.; RATNIEKS, F. L. W.; BRANDÃO, C. R. F. Reproductive conflict in animal societies: hierarchy length increases with colony size in queenless ponerine ants. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, vol. 54, p. 71-79, 2003.

OLDHAM, N. J.; KEEGANS, S. J.; MORGAN, E. D.; PAIVA, R. V. S.; BRANDÃO, C. R. F.; SCHOETERS, E.; BILLEN, J. Mandibular gland contents of a colony of the queenless ponerine ant *Dinoponera australis*. **Naturwissenschaften**, vol. 81, n. 7, p. 313-316, 1994.

OLIVEIRA, P. S.; HÖLLDOBLER, B. Agonistic interactions and reproductive dominance in *Pachycondyla obscuricornis* (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche**, vol. 98, p. 215-225, 1991.

OVERAL, W. L. Defensive chemical weaponry in the ant *Pachycondyla harpax* (Formicidae, Ponerinae). **Journal of Entomological Science**, vol. 22, n. 3, p. 268-269, 1987.

PAIVA, R. V. S.; BRANDÃO, C. R. F. Estudos sobre a organização social de *Ectatomma permagnum* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Brasileira de Biologia**, vol. 49, p. 783-792, 1989.

PAIVA, R. V. S.; BRANDÃO, C. R. F. Nests, worker population, and reproductive status of workers, in the giant queenless ponerine ant *Dinoponera* Roger (Hymenoptera Formicidae). **Ethology, Ecology and Evolution**, vol. 7, p. 297-312, 1995.

PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, vol. 19, p. 261-270, 2003.

PIZO, M. A.; OLIVEIRA, P. S. The use of fruits and seeds by ants in the Atlantic Forest of Southeast Brazil. **Biotropica**, vol. 32, n. 4b, p. 851-861, 2000.

PRATT, S. C. Ecology and behavior of *Gnamptogenys horni* (Formicidae: Ponerinae). **Insectes Sociaux**, vol. 41, p. 255-262, 1994.

RABELLING, C.; VERHAAGH, M.; GARCIA, M. V. B. Observations on the specialized predatory behavior of the pitchfork-mandibles ponerine ant *Thaumatomyrmex paludis* (Hymenoptera: Formicidae). **Breviora**, vol. 533, p. 1-8, 2012.

SCHATZ, B.; ORIVEL, J.; LACHAUD, J. P.; BEUGNON, G.; DEJEAN, A. Sitemate recognition: the case of *Anochetus traergordhi* (Hymenoptera: Formicidae) preying on *Nasutitermes*. **Sociobiology**, v. 34, p. 569-580, 1999.

SCHMIDT, C. A.; SHATTUCK, S. O. The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of ponerine ecology and behavior. **Zootaxa**, vol. 3817, n. 1, p. 1-242, 2014.

SEIFERT, B. *Hypoponera ergatandria* (Forel, 1893) - a cosmopolitan tramp species different from *H. punctatissima* (Roger, 1859) (Hymenoptera: Formicidae). **Soil Organisms**, v. 85, p. 189-201, 2013.

SILVA, R. R.; BRANDÃO, C. R. F. Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. **Ecological Monographs**, vol. 80, n. 1, p. 107-124, 2010.

SMITH, F. **Catalogue of hymenopterous insects in the collection of the British Museum. Part VI. Formicidae.** London, England, British Museum, 1858. p. 216.

STEGHAUS-KOVAC, S.; MASCHWITZ, U. Predation on earwigs: a novel diet specialization within the genus *Leptogenys* (Formicidae: Ponerinae). **Insectes Sociaux**, vol. 40, p. 337-340, 1993.

SOSA-CALVO, J.; LONGINO, J. T. Subfamilia Proceratiinae. In: JIMÉNEZ, E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T. M.; LOZANO-ZAMBRANO, F. H. (Eds.). **Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia.** Bogotá, Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2008. p. 219-237.

TAYLOR, R. W. A monographic revision of the rare tropicolitan ant genus *Probolomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). **Transactions of the Royal Entomological Society of London**, vol. 117, p. 345-365, 1965.

TRAGER, J.C.; JOHNSON, C. The ant genus *Leptogenys* (Hymenoptera: Formicidae, Ponerinae) in the United States. In: TRAGER, J. C. (Ed.). **Advances in Myrmecology.** New York, USA, Brill, 1988. p. 29-33.

TOFOLO, V. C.; GIANNOTTI, E; MOLEIRO, H. R.; SIMÕES, M. R. Diet and spatial pattern of foraging in *Ectatomma opaciventre* (Hymenoptera: Formicidae) in an anthropic area. **Sociobiology**, vol. 8, p. 607-620, 2011.

VIEIRA, A. S.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; FERNANDES, W. D. Modelo arquitetônico de ninhos da formiga *Ectatomma vizottoi* Almeida (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, vol. 51, n. 4, p. 489-493, 2007.

VILLET, M.; HANRAHAN, S.; WALTHER, C. Larval structures associated with larva-to-adult trophallaxis in *Platythyrea* (Hymenoptera: Formicidae). **International Journal of Insect Morphology and Embryology**, vol. 19, n. 5, p. 243-256, 1990.

WEBER, N. A. New ants of rare genera and a new genus of ponerine ants. **Annals of the Entomological Society of America**, vol. 32, p. 91-104, 1939.

WETTERER, J. K. Worldwide spread of the stigma ant, *Pachycondyla stigma* (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, vol. 16, p. 39-44, 2012.

WHEELER, W. M. A study of some Texan Ponerinae. **Biological Bulletin**, vol. 11, n. 1, p. 1-31, 1900.

WHEELER, W. M. A crustacean-eating ant (*Leptogenys elongata* Buckley). **Biological Bulletin**, vol. 6, n. 6, p. 251-259, 1904.

WHEELER, W. M. Ants collected by W. M. Mann in the state of Hidalgo, Mexico. **Journal of the New York Entomological Society**, vol. 22, p. 37-61, 1914.

WHEELER, W. M. **Colony Founding among Ants, with an Account of some Primitive Australian Species.** Cambridge, USA, Harvard University Press, 1933. 179 p.

WHEELER, W. M. Ants of the genera *Belonopelta* Mayr and *Simopelta* Mann. **Revista de Entomologia**, vol. 5, p. 8-19, 1935.

WHEELER, W. M. Ecological relations of ponerine and other ants to termites. **Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences**, vol. 71, p. 159-243, 1936.

WILD, A. L. The genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae) in Paraguay. **Boletín del MuseoNacional de Historia Natural del Paraguay**, vol. 14, n. 1-2, p. 1-18, 2002.

WILD, A. L. Taxonomic revision of the *Pachycondyla apicalis* species complex (Hymenoptera: Formicidae). **Zootaxa**, vol. 834, p. 1-25, 2005.

WILKIE, K. T. R.; MERTL, A. L.; TRANIELLO, J. F. A. Species Diversity and Distribution Patterns of the Ants of Amazonian Ecuador. **PLoS One**, vol. 5, n. 10, e13146, 2010.

WILSON, E. O. Ecology and behavior of the ant *Belonopelta deletrix* Mann (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche**, vol. 62, p. 82-87, 1955.

WITTE, V.; MASCHWITZ, U. Raiding and emigration dynamics in the ponerine army ant *Leptogenys distinguenda* (Hymenoptera, Formicidae). **Insectes Sociaux**, vol. 47, p. 76-83, 2000.

YOUNG, A. M.; HERMANN, H. R. Notes on foraging of the giant tropical ant *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, vol. 53, n. 1, p. 35-55, 1980.

YU, D. W.; DAVIDSON, D. W. Experimental studies of species-specificity in *Cecropia*-ant relationships. **Ecological Monographs**, vol. 67, n. 3, p. 273-294, 1997.

13

Grupos tróficos e guildas em formigas poneromorfas

Rogério R. Silva, Rogério Silvestre, Carlos R.F. Brandão,
Maria S.C. Morini, Jacques H.C. Delabie

Resumo

As formigas poneromorfas podem representar cerca de 25% da diversidade local de Formicidae em ambientes tropicais. Em princípio, a teoria ecológica prevê regras de formação de assembleias que definem a contribuição relativa de grupos de espécies ao conjunto local de espécies de formigas, sendo que competição e filtros ambientais são importantes componentes para explicar esta proporcionalidade em termos de grupos funcionais. A forma de utilização dos recursos, a co-ocorrência de espécies que compartilham requisitos ecológicos e a diversidade morfológica são características que podem ser submetidas a análises que permitem desvendarmos as leis que estruturam as comunidades. Neste capítulo, classificamos funcionalmente as formigas poneromorfas e discutimos o papel deste grupo na ecologia de comunidades de formigas. Nosso objetivo é descrever a estruturação das formigas poneromorfas em guildas usando uma abordagem evolutiva, construída a partir do reconhecimento de grupos taxonômicos relacionados evolutivamente e ecologicamente, enquanto discutimos a distribuição e importância de caracteres funcionais e biológicos. Para atingir esse objetivo, tratamos inicialmente de aspectos conceituais sobre o tema, incluindo nicho multidimensional, guildas e suas subdivisões, seguidos de uma revisão de trabalhos sobre organização funcional de formigas na Região Neotropical.

SILVA, Rogério R.; SILVESTRE, Rogério; BRANDÃO, Carlos R. F.; MORINI, Maria S. C.; DELABIE, Jacques H. C. Grupos tróficos e guildas em formigas poneromorfas. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 163-179.

Abstract

Trophic groups and guilds of poneromorph ants - In tropical environments poneromorph ants are an important component of the taxonomic and functional diversity of local ant communities. In this chapter we present a functional classification of poneromorph ants, reviewing the role of this group in the ecology of the Neotropical region. A description of the guild structure based on an evolutionary approach is presented, discussing the importance of functional and biological traits of poneromorph ants. To achieve this goal, we deal with conceptual aspects of guilds and functional groups, and also the multidimensional niche, followed by a review of studies on functional organization of ants in the Neotropics. Macroguilds are defined as a group of species that share general ecological variables, such as foraging habits, nesting sites and trophic position. Macroguilds can be divided into smaller compartments called microguilds if a higher number of variables is considered in classification analyses. We use trophic position, foraging, nesting sites, behaviour and morphological traits to define seven poneromorph macroguilds: (1) small-size in the leaf-litter; (2) large-size epigaeic; (3) arboreal poneromorph species; (4) with long mandibles; (5) specialized and cryptic; (6) with legionary behavior; and (7) ectaheteromorph generalist predators (Ectatomminae; Heteroponerinae). Our proposed scheme includes data on ecology, life history traits and morphology to delimit macroguilds and is analogous to the functional trait approach. Use of this conceptual model allows a description of ant fauna organization in different areas of the Neotropical Region in an elaborate and appropriate format, enabling comparisons and predictions on community structure to be made.

Conceituação de Nicho, Grupos Tróficos, Guildas e Grupos Funcionais

O termo nicho ecológico é de fundamental importância em ecologia porque se relaciona a várias questões com impacto na estruturação de comunidades, incluindo uso de recursos, diversidade em uma escala macro-geográfica e muitos aspectos que influenciam a composição e a estrutura das comunidades (MCGILL et al., 2006). O conceito de nicho foi formalizado por George Evelyn Hutchinson (1957) como um espaço abstrato n-dimensional com os eixos representados por variáveis biológicas importantes (bióticas e abióticas) e independentes (sendo o nicho definido como um hipervolume). Ainda que muitas modificações na ideia original tenham sido propostas (CHASE; LEIBOLD, 2003), as definições atuais representam o nicho por um espaço multidimensional (NEWSOME et al., 2007; KEARNEY et al., 2010). Mais recentemente, avanços computacionais sugerem que o uso de estimadores kernel de densidade multidimensional pode ser uma abordagem particularmente apropriada para descrever o nicho. Tais estimadores quantificam o volume do nicho em um espaço n-dimensional, representando de forma acurada áreas não ocupadas do espaço ou espaços que não fazem parte do hipervolume (geometria e topologia do espaço) (BLONDER et al., 2014). O uso de atributos funcionais das espécies pode ser especialmente adequado para a descrição de modelos de nicho (KEARNEY et al., 2010).

As múltiplas dimensões do nicho ecológico de uma espécie podem ser, de forma geral, divididas em dois conjuntos: um componente trófico (relativo a recursos) e um componente ambiental (relativo a condições) (HUTCHINSON, 1957; SOBERÓN; NAKAMURA, 2009; COLWELL; RANGEL, 2009; KEARNEY et al., 2010). Um método para quantificar o componente trófico (recursos que animais usam) é através do uso de isótopos estáveis. A razão $^{15}N/^{14}N$ é usada como marcador trófico porque essa relação aumenta em cerca de 3% a 5% a cada nível trófico; assim a assinatura isotópica dos tecidos animais de consumidores é fortemente relacionado à dieta alimentar (NEWSOME et al., 2007; JACKSON et al., 2011).

Grupos tróficos em formigas são comumente descritos como fungívoros (subdivididos em herbívoros, se usam matéria vegetal fresca para cultivo do fungo ou, detritívoros, se usam insetos mortos ou fezes de animais como substrato para o fungo), ou carnívoros e onívoros (aqueles que

participam de mais de um nível trófico) (KASPARI, 2001). Muitas espécies de solo utilizam ainda diásporos (sementes, frutos ou infrutescências) e alguns frutos podem complementar o consumo de lipídeos em poneromorfas primariamente carnívoras (PASSOS; OLIVEIRA, 2004).

Espécies arborícolas derivam frações significantes de nitrogênio da herbivoria e podem ser classificadas operacionalmente em dois grupos funcionais: (1) forrageadores de exsudatos de Hemiptera trofobiontes (*honeydew*) e (2) forrageadores de folhas, buscando continuamente na lâmina foliar recursos dispersos como nectários extraflorais, secreções de plantas, *honeydew* descartado, secreções de fungos, matéria particulada como pólen e esporos de fungos, fezes de vertebrados, presas e microorganismos (DAVIDSON et al., 2003; DAVIDSON, 2005).

O termo guilda é bastante antigo e tem ampla gama de significados, tendo sido inspirado pelo conceito medieval de um grupo de operários da mesma legião e para designar corporações de ofícios, como, por exemplo, a guilda de cavaleiros andantes e a guilda de donos de moinhos, sem implicação de cooperação, mas com sobreposição de função. A palavra foi primeiramente usada por geógrafos e ecólogos de plantas como uma tradução de "Gennossenschaften", como na edição inglesa de Schimper (1903), para designar quatro grupos de plantas que dependem de outras plantas (lianas, epífitas, saprófitas e parasitas).

Root (1967) foi o primeiro zoólogo a usar este termo, redefinindo-o como "um grupo de espécies que exploram as mesmas classes de recursos ambientais de maneira similar", considerando-o como "o mais evocativo e sucinto para grupos de espécies, que têm padrões semelhantes de exploração de recursos". Nesse sentido, o conjunto de guildas de uma comunidade seria moldado pelas adaptações a uma mesma classe de recursos e por competição. Os elementos chaves para essa definição são: (1) que as espécies sejam sintópicas e (2) que a similaridade entre as espécies seja descrita pelo uso dos recursos (e não pela taxonomia), sendo interações competitivas especialmente importantes entre espécies da mesma guilda (WIENS, 1989).

O termo adquiriu múltiplos significados e foi usado para descrever grupos de espécies colonizando ou invadindo uma nova área, para designar um nível trófico, e para grupos de espécies características de determinados hábitats ou estágios sucessionais. Além disso, vários outros termos paralelos têm sido usados para descrever grupos ecológicos de espécies, como grupos funcionais, tipos funcionais, síndrome adaptativa, liga, guilda funcional, guildas operacionais, espécies tróficas, módulo, estratégia, grupo efeito, grupo resposta e grupo ecológico (BLAUM et al., 2011; DE PAULA, 2013). A distinção entre esses termos não é consistente, sendo utilizados por diferentes autores para descrever diferentes grupos de espécies organizadas de várias maneiras (PIANKA, 1980; WILSON, 1999); além disso, são usados muitas vezes como sinônimos de guilda (SIMBERLOFF; DAYAN, 1991).

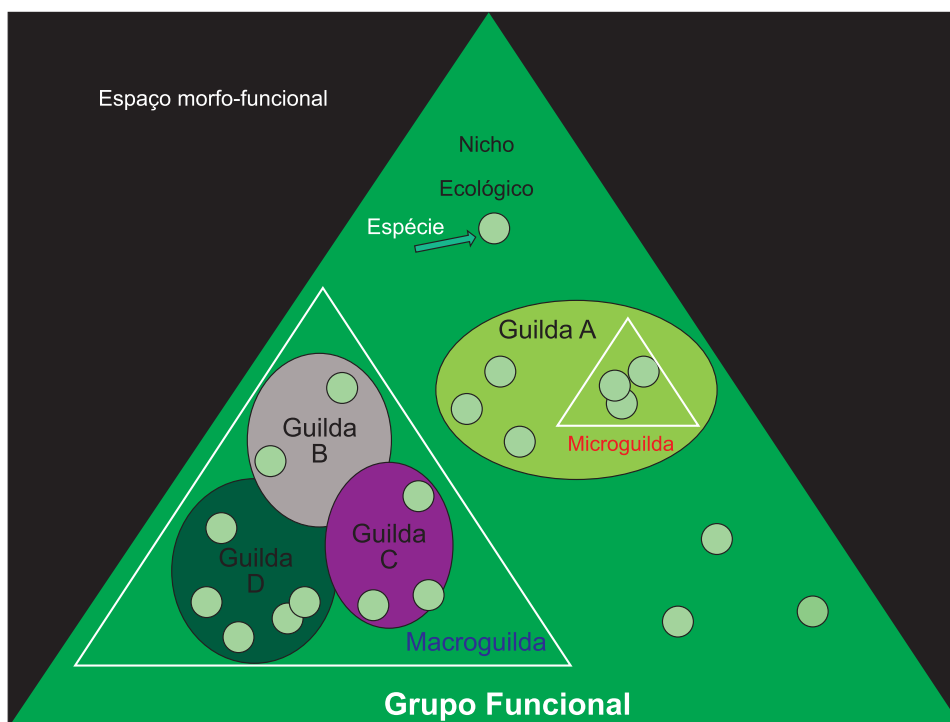
Wilson (1999) propõe dois tipos conceituais de guildas: a guildas alfa e beta. A distinção básica é que as guildas beta são baseadas em classificações que usam condições ambientais ou fatores independentes de competição (temperatura, umidade relativa). No caso, espécies poderiam ser caracterizadas como, por exemplo, árticas, termófilas, entre outros grupos. Guildas alfa são determinadas pelos recursos que um organismo pode utilizar em seu ambiente, diminuindo a quantidade disponível a outros organismos e originando potencial competição (por exemplo, predadoras, nectarívoras, detritívoras, onívoras). Portanto, as guildas beta são relacionadas a grupos de espécies com distribuição geográfica e outras características do ambiente ligadas ao conceito Grinneliano de nicho (GRINNELL, 1917). Por sua vez, as guildas alfa são definidas *sensu* Root (1967) e Pianka (1980) como grupos de espécies que usam recursos de forma similar, relacionado ao conceito Eltoniano de nicho (ELTON, 1927). Esses dois modelos, Grinneliano e Eltoniano, são formas opostas de definição de nicho e de se enxergar a função de uma espécie no ecossistema, mas de certa forma estão relacionadas entre si.

Ainda, podemos definir guildas em termos de amplitude do nível de tolerância fisiológica. Nos ecossistemas, as populações ou comunidades são o resultado de adaptações a um complexo de fatores ambientais e biológicos ao longo da sua evolução. Chamamos de guildas euripotentes aquelas formadas por espécies com uma tolerância ambiental de grande amplitude (como as espécies generalistas) e guildas estenopotentes, formadas por espécies que têm estreita amplitude de tolerância ambiental (como as especialistas). De fato, estudos ecológicos empregando abordagem fisiológica e usando formigas como organismo modelo têm apontado que o uso de atributos fisiológicos incluem nas análises um importante componente dos sistemas

biológicos, permitindo modelar melhor o efeito de mudanças ambientais em estudos de bioindicação (DIAMOND et al., 2012).

Blondel (2003) apresenta de forma clara as diferenças conceituais, características e atributos que diferenciam guildas de grupos funcionais. O termo guilda refere-se somente às relações interespecíficas para aquisição de recursos (componente trófico); por sua vez, grupo funcional refere-se ao potencial de funções que as espécies podem apresentar nos ecossistemas (sem qualquer relação com competição), como a participação nos ciclos biogeoquímicos, a resistência à invasão ou ao fogo, a defesa contra herbivoria, polinização, dispersão de sementes ou qualquer processo físico (BLAUM et al., 2011).

Teoricamente um grupo funcional pode conter mais de uma guilda, enquanto uma guilda não pode agrupar mais de um grupo funcional. Como exemplo didático, considere-se as espécies consumidoras de sementes, nas quais estão incluídas aves, primatas, roedores, besouros e formigas, entre outros; todos têm a mesma função trófica, caracterizando um grupo funcional "consumidores de sementes". No entanto, a forma de utilização deste recurso, que inclui tamanhos diferentes de sementes consumidas, horários diferentes de forrageamento e estratégias diferentes de alimentação, revela diferentes guildas. A definição de uma guilda é feita considerando um gradiente de variáveis que vai desde agrupamentos montados a partir de poucos atributos ecológicos envolvidos, o que se aproxima do conceito de grupo funcional, até um grande número de variáveis ecológicas envolvidas, o que se aproxima da definição de nicho ecológico (Figura 13.1).

Figura 13.1 – Ilustração do espaço morfo-funcional das formigas poneromorfas. O espaço contém 20 espécies, delimitadas em quatro guildas. Espécies não classificadas nas guildas (A, B, C ou D) podem representar guildas monoespecíficas (especialização extrema) ou podem representar uma guilda generalista dentro de um espaço morfo-funcional maior. Os limites do espaço são determinados objetivamente por técnicas de classificação, mas também podem ser arbitrários de acordo com o nível de análise. Guilda descreve similaridade no uso de recurso e competição sem considerar processos ou funções; grupo funcional em ecologia animal se refere a espécies que performam funções ou serviços ecossistêmicos sem qualquer relação com competição (Blondel 2003). Macroguildas são definidas como um grupo de espécies que compartilham variáveis ecológicas gerais, como por exemplo, local de forrageamento, local de nidificação e nível trófico. Macroguildas podem ser divididas em outros compartimentos se forem consideradas um número maior de variáveis ecológicas na análise (o que depende da questão ecológica do trabalho).

A aplicação do conceito de guildas é considerada especialmente útil em estudos ecológicos porque guildas agrupam organismos que têm significante sobreposição nos requerimentos do nicho e compartilham recursos (JAKSIC, 1981; PIANKA, 1980). Agrupar organismos em guildas facilita a descrição de parte da estrutura das comunidades e pode ser ferramenta importante no delineamento comparativo de diferentes comunidades (GOTELLI; GRAVES, 1996).

A maioria dos estudos realizados até agora não utiliza métodos quantitativos para separar grupos de espécies com ecologia similar e a compreensão dos processos ecológicos envolvidos é, na melhor das hipóteses, parcial, focando apenas nos aspectos mais básicos das interações ecológicas, como as relações tróficas. Silvestre e colaboradores (2003) desenvolveram uma forma de categorização da comunidade de formigas na forma de guildas, utilizando para tal finalidade o maior número de variáveis ecológicas possíveis de serem observadas em campo, como localização do ninho, período de forrageamento, tipo de recrutamento, tamanho, agilidade, preferência alimentar, etc. As categorias dentro de cada variável ecológica são utilizadas para análise de agrupamento, onde as guildas são reveladas por distância entre os agrupamentos. Métodos objetivos de descrição dos agrupamentos também podem ser utilizados (JAKSIC; MEDEL, 1990; FARIAS; JAKSIC, 2006). Silva e Brandão (2010) desenvolveram uma forma de organização funcional da comunidade de formigas a partir de atributos morfológicos selecionados das espécies.

A utilização deste modelo de guildas na análise de diferentes comunidades promove um avanço na interpretação funcional dos ecossistemas terrestres, uma vez que tais comparações têm sido feitas até agora baseando-se exclusivamente em listas de espécies. Temos em mãos, agora, uma ferramenta que nos permite realizar comparações entre os modelos estruturais de cada ambiente, revelando, desta forma, diferenças na ecologia das comunidades observadas. Como a estrutura das guildas resulta da ação combinada de vários fatores atuantes no sistema, a sua caracterização nos permite aprofundar os estudos relativos a quais compartimentos são influenciados pela atividade de cada guilda. Com isso é possível averiguar as alterações da comunidade em função da modificação da composição das guildas presentes, indicando, desta maneira, os alicerces nos quais estão sendo equilibradas as relações interespecíficas.

Características biológicas, morfológicas e funcionais de poneromorfas para sua classificação em guildas

As formigas poneromorfas incluem representantes de diversas subfamílias, distribuídas em dois grandes clados da história evolutiva de formigas, (1) o clado Poneroide, representado por Proceratiinae (133 espécies), Amblyoponinae (126 espécies), Ponerinae (1.295) e Paraponerinae (1 espécie) e, (2) o clado Formicoide representado por Heteroponerinae (24 espécies) e Ectatomminae (263 espécies) (BRADY et al., 2006; FERNÁNDEZ; ARIAS-PENNA, 2008).

Poneromorfas são predadoras por excelência (às vezes são chamadas "Formigas Caçadoras", vide JIMÉNEZ et al., 2008), mas generalistas por convergência, e sua diversidade está intimamente relacionada com a diversidade de outros grupos de invertebrados terrestres. Apresentam uma imensa diversidade morfológica, comportamental e, em consequência, ecológica. Considerando a diversidade de formas em poneromorfas (tamanho, forma da mandíbula, esculturação, projeções, cor, pilosidade), a diversidade morfológica deste grupo pode representar uma significativa proporção do espaço morfológico da fauna de formigas neotropicais. De forma semelhante, a intensa participação deste grupo de organismos como predadores, visitantes de secreções açucaradas na vegetação, na construção de ninhos no solo, na serapilheira e na vegetação e na dispersão de frutos e galhos finos na serapilheira sugere uma importante atuação em processos funcionais dos ecossistemas.

As espécies relativamente grandes (>1cm) coletam pequenos invertebrados como insetos, moluscos, crustáceos, diplópodes e anelídeos; as de tamanho médio (0,5 – 1 cm) capturam cupins e larvas de coleópteros, e as pequenas (< 5mm) capturam ovos de colêmbolos, estafilinídeos e micro aracnídeos. Além de caçadoras, essas formigas também são capazes de visitar flores, explorar nectários extraflorais, como *Ectatomma tuberculatum* e *E. brunneum* (WEBER, 1946), obter *honeydew* de membracídeos, capturar óleos vegetais e resinas, visitar carcaças de vertebrados em estágios iniciais de decomposição, comer frutos podres, fungos em fezes de animais e no interior de colônias cultivadoras de fungos (Attini); ainda, coletam toda sorte de insetos mortos após uma chuva tropical.

O agrupamento de formigas poneromorfas compreende espécies com estratégia de forrageamento solitário, com poucas espécies realizando caça em grupo como *Leptogenys, Simopelta* e algumas espécies de *Neoponera*; colônias com número reduzido a médio de indivíduos (<50) e capacidade de recrutamento limitada ao *tandem running*, que pode ser "compensado" pelas habilidades cognitivas espaciais de orientação que estas formigas possuem; além de processarem um grande volume de recursos consumidos *per capita,* o que permite a elas manter interações e sobreposição de utilização de recursos com outras espécies de formigas sem que a competição seja um fator de exclusão na comunidade. Embora exista sobreposição do nicho espacial e trófico com outras espécies, os poneromorfos exploram uma fatia particular do nicho multidimensional a partir de situações e características diversificadas, como um complexo conjunto de glândulas dermais (MORGAN et al., 2003) e a produção de intercastas, ou "gamergates", capazes de substituir funcionalmente a fêmea reprodutora, em geral única, além de operárias que também colocam ovos (PEETERS, 2012).

As formigas poneromorfas podem ser separadas em dois grandes grupos funcionais quanto ao substrato em que vivem e forrageiam (estratificação do hábitat), epigeicas e hipogeicas. Pelo menos sete macroguildas distintas são identificadas pelas diferentes formas de ocupação do nicho: (1) poneríneos pequenos de serapilheira, (2) poneríneos grandes epigeicos, (3) espécies arborícolas, (4) poneríneos com mandíbula longa, (5) poneríneos crípticos especializados, (6) poneríneos com biologia nômade e (7) ectaheteromorfos predadores generalistas. Essas macroguildas podem ser desmembradas em um número maior de grupos se forem consideradas um número maior de variáveis ecológicas na análise para se definir os agrupamentos. Duas formas de análise de grupos são empregadas na classificação de guildas em poneromorfas, a que utiliza variáveis categóricas ou a que adota variáveis contínuas. A primeira forma é mais relacionada ao uso do recurso, onde os grupos são teoricamente separados de forma arbitrária e a segunda considera medidas de dispersão de pontos, como a morfometria, por exemplo.

As características biológicas e funcionais consideradas em conjunto para descrever as guildas de formigas poneromorfas podem ser encontradas na Tabela 13.I.

Guildas e evolução de poneromorfas

Da mesma forma que o grupo das poneromorfas não é considerado um agrupamento monofilético (BRADY et al., 2006), não devemos considerar o escopo de papéis desempenhados por estas formigas como representando um único bloco funcional. A caracterização deste grupo como formigas predadoras, ou formigas caçadoras, gera uma ideia de uniformidade comportamental que limita o universo funcional desempenhado por elas. A concepção aqui sugerida é que essas formigas constituem diferentes guildas e a exemplo das novidades taxonômicas que desmembram gêneros tradicionalmente aceitos como uniformes, outros papéis devem ser atribuídos a este conjunto de espécies. Mais ainda, o clado Poneroide, que apresenta relativamente maior consistência filogenética (MOREAU et al., 2006) é, todavia, o grupo que abrange o maior número de agrupamentos funcionais distintos.

Sob a perspectiva de nichos evolutivos (HOLT, 2009), um grupo natural de espécies pode ser descrito como um nicho-clado, para o qual podemos imaginar vários cenários, (i) espécies que mostram uma variação geográfica entre nichos de populações locais; (ii) espécies que ocupam áreas do espaço nicho-clado vagando dentro de um espaço delimitado; (iii) um nicho aninhado de um clado, com espécies especialistas com descendência de ancestrais generalistas e (iv) radiação adaptativa de um ancestral especialista, com o clado coletivamente ocupando um espaço de nicho muito maior do que o representado por cada espécie, individualmente.

A exemplo da evolução do consenso taxonômico de formigas poneromorfas (BRADY et al., 2006), o mesmo deve acontecer no consenso ecológico; ou seja, a subdivisão do grupo funcional "Formigas Caçadoras" em um maior número de guildas expressando com mais fidelidade as diferenças e semelhanças no papel ecológico desempenhado por estas espécies.

Apresentamos a seguir uma classificação de guildas de formigas poneromorfas, a partir de propostas anteriores que empregaram diferentes abordagens (DELABIE et al., 2000; SILVESTRE et al., 2003; BRANDÃO et al., 2009, 2012; SILVA; BRANDÃO, 2010, 2014). A análise tem como referência os componentes do nicho apresentados no item acima. Nosso objetivo é apresentar uma classificação atualizada, simples e operacional para o uso de

Tabela 13.I – Lista de atributos morfológicos, comportamentais ou biológicos que podem ser categorizados para delimitação das macroguildas em poneromorfas. Observações: para formas de forrageamento ver Lanan (2014). Informações sobre parasitas sociais extraídas de Hora et al. (2005) e Feitosa et al. (2008).

Atributos		Caracterização
Categorias tróficas	Carnívoras	predadoras de invertebrados terrestres e pequenos vertebrados.
	Nectarívoras	predominantemente associadas à presença de substâncias açucaradas na vegetação.
	Detritívoras	coletam carcaças de animais mortos e fezes de vertebrados.
	Onívoras	utilizam dois ou mais recursos listados acima.
Local de forrageamento	Especialista de habitat	habitam ninhos de cupins ou associam-se a outros organismos dentro do solo.
	Hipogeicas	forrageiam nos interstícios da serapilheira.
	Subterrâneos	forrageiam exclusivamente no interior do solo.
	Epigeicas	forrageiam na superfície do solo ou acima da serapilheira.
	Vegetação: herbáceas e arbustivas	forrageiam em plantas do sub-bosque.
	Vegetação: dossel	forrageiam na vegetação que forma o dossel.
Localização do ninho	Vegetação	em partes vivas ou mortas de plantas, especialmente galhos.
	Bromélia	em epífitas (terrestres ou sobre a vegetação).
	Tronco/galho	em troncos/galhos dispersos no chão, em processo de decomposição.
	Serapilheira	exclusivamente nos interstícios da serapilheira.
	Sob pedra	sob pedras.
	Em material alóctone	ninhos em produtos de invertebrados terrestres, como conchas de gastrópodes.
	Subterrâneo	abaixo da camada superficial do solo.
Comportamental: modo de forrageamento	Patrulheiras	patrulham uma porção do território da colônia escolhida aleatoriamente em busca ativa de alimento.
	Focais	usam trilhas pré-definidas para procurar alimento.
	Crípticas	movimentos lentos e comportamentos especializados para predar invertebrados na serapilheira (frequentemente associados a coloração críptica e estruturas especiais para camuflagem).
	Nômades	espécies que forrageiam em colunas e que frequentemente alteram a localização do acampamento temporário (bivaque).
	Parasitas	parasitas sociais conhecidas do gênero *Ectatomma* apresentam "microgines" que concentram esforços reprodutivos na produção de rainhas e machos, geneticamente distintos e reprodutivamente isolados de seus hospedeiros.
Comportamental: modo de recrutamento	Solitário	buscam recurso alimentar de forma isolada, solitariamente.
	Tandem running	após descobrir o recurso alimentar, retornam ao ninho e acompanham outra operária até a fonte (somente uma operária é recrutada a cada vez).
	Parcial	pequeno número de operárias é recrutado até a fonte alimentar (de duas a dezenas de operárias).
	Massivo	grande proporção da população de forrageadoras é recrutada.
Velocidade (metros/segundo): medida relativa das operárias forrageando (estado normal, sem estresse)	Baixa	Tempo superior a 60 segundos para percorrer 1 m (em geral, espécies hipogeicas, vivendo dentro da serapilheira).
	Média	Percorre 1 m entre 20 e 60 segundos. Operárias com velocidade intermediária, chegando no recurso alimentar após o grupo que tem alta agilidade (muitas vezes espécies dominantes, agressivas, com recrutamento massivo).
	Alta	Percorre 1 m entre 10 e 20 segundos, aproximadamente. Operárias com alta agilidade, chegando rapidamente no recurso alimentar (em geral, oportunistas, exploram o recurso até a chegada das espécies comportalmente dominantes).

Atributos		Caracterização
Variáveis morfológicas	Tamanho de olho	maior comprimento ao longo do eixo maior dos olhos, em geral ligando as margens inferior e superior.
	Projeções corporais	presença de espinhos e outras projeções na cabeça, tronco e pecíolo.
	Tamanho da mandíbula	entre um ponto médio da linha imaginária que une a borda externa das bases da mandíbula e o ponto mais distal do dente apical.
	Número de dentes na mandíbula	número de dentes localizados na região mastigatória (região interna).
	Tamanho do corpo (Diagonal de Weber)	comprimento do mesossoma, em vista lateral, tomada ao longo do eixo que liga o ponto médio da curva ascendente do pronoto até o ângulo póstero-inferior da metapleura.
	Estruturas especializadas	presença de glândulas especializadas no corpo e apêndices das operárias.

guildas de poneromorfas em estudos de estrutura de comunidades, incluindo as respostas de formigas às alterações ambientais e o monitoramento da fauna de formigas. Informações gerais sobre morfologia e biologia das guildas foram apresentadas em Brandão e colaboradores (2009, 2012). Considerando a diversidade morfológica em formigas poneromorfas e a ausência de informações sobre história natural para um grande número de espécies (especialmente de tamanho de corpo pequeno como *Hypoponera*, *Gnamptogenys* e *Neoponera*), reconhecemos que estudos sobre seleção de habitat em macro e microescala são ainda necessários para uma melhor compreensão da distribuição das espécies nas macroguildas.

As seguintes **macroguildas** de formigas poneromorfas são reconhecidas:

1 Poneríneos pequenos, generalistas, de baixa agilidade vivendo na serapilheira

Incluímos aqui espécies de *Belonopelta*, *Hypoponera* (Ponerinae), algumas *Gnamptogenys* (Ectatomminae) e algumas *Heteroponera* (Heteroponerinae), como *H. microps* e *H. mayri.* A morfologia indica claramente uma adaptação ao modo de vida críptico, caracterizada pela redução do tamanho corporal, do número de omatídeos dos olhos compostos e das projeções corporais. A maioria das espécies de *Hypoponera* está incluída nesta guilda, considerando sua história de vida criptobiótica ou hipogeica, com espécies da Região Neotropical variando de 0,4 a 6 mm (DASH, 2011). Espécies de *Gnamptogenys* comumente coletadas na serapilheira são incluídas nesta macroguilda, como, por exemplo, *G. annulata*, *G. continua* e *G. reichenspergeri* (LATTKE, 1995). Espécies de *Pseudoponera* morfologicamente similares a *Hypoponera* (por exemplo, *Pseudoponera gilberti*, *P. lenkoi*, *P. stigma*) ou outras espécies de Ponerinae relativamente pequenas de serapilheira (*Neoponera bucki* e *Rasopone ferruginea*, por exemplo) são classificadas neste grupo. Em geral, essas espécies têm tamanho de corpo relativo maior que a maioria das espécies de *Hypoponera*. O grupo é predador generalista, atacando uma ampla diversidade de itens, como outros artrópodes em geral (imaturos ou adultos), assim como adultos de formigas.

2 Poneríneos grandes predadores epigeicos solitários

Caracterizado pela presença de espécies de tamanho relativo grande (entre as maiores espécies de formigas Neotropicais conhecidas), como as de *Dinoponera* e algumas espécies de *Pachycondyla*. Operárias forrageiam isoladamente à procura de presas; são oportunamente saprófagas de carcaças de artrópodes e cadáveres de pequenos mamíferos; além de predadores oportunistas de cupins em alguns casos (BRANDÃO et al., 2009). *Pachycondyla crassinoda* forrageia também na serapilheira, sendo predadora oportunista de vários gêneros de cupins (MACKAY; MACKAY, 2010). *Pachycondyla harpax* e *P. striata*, comuns em diversos ecossistemas, são predadores generalistas e têm em sua dieta o uso de lipídeos de sementes. Esta guilda inclui ainda *Pachycondyla impressa*, outra espécie de tamanho grande, encontrada em várias formações vegetais da Região Neotropical, incluindo pastagens e florestas. *Dinoponera australis* (Figura 13.2) e *Dinoponera quadridens*, atraídas facilmente a iscas de sardinha, visitam também carcaças de

anfíbios e répteis e são capazes de predar espécies de tamanho pequeno desses grupos.

3 Ectaheteromorfos predadores generalistas

Em função da sua posição filogenética, consideramos *Ectatomma*, algumas *Gnamptogenys* e algumas *Heteroponera* de tamanho médio (*H. dentinodis*, *H. inca*) a grande (*H. dolo*, *H. monticola*, *H. robusta*), predadoras generalistas, separadas da guilda anterior. Algumas espécies de *Heteroponera* e *Gnamptogenys* vivem na serapilheira, mostrando hábitos diurnos e tímidos (por exemplo, *H. dolo*; FEITOSA, 2011). Em especial, as espécies de *Ectatomma* são generalistas e oportunamente saprófagas, forrageando no solo e em arbustos por artrópodes, anelídeos e restos orgânicos; coletam também excesso de exsudatos açucarados de membracídeos e outros Hemiptera, de nectários extraflorais ou adquirem substâncias líquidas de frutos (ARIAS-PENNA, 2008). Diferentemente, *E. opaciventre* (Figura 13.3) parece

Figura 13.2. Poneríneos grandes predadores epigeicos solitários. Uma operária de *Dinoponera australis* na entrada do ninho. Local: Fazenda Arco Íris, Serra da Bodoquena, MS (Foto: Paulo Robson de Souza).

Figura 13.3. Ectaheteromorfos predadores generalistas: *Ectatomma opaciventre* arrastando um indivíduo morto de *Camponotus rufipes* e a formiga *Ectatomma planidens* (menor) tentando roubar o recurso alimentar (cleptoparasitismo). Local: Cerrado *stricto* senso, Pantanal de Nhecolância, Corumbá, MS (Foto: Paulo Robson de Souza).

não usar substâncias líquidas e açucaradas, predando principalmente cupins e formigas cortadeiras (*Acromyrmex* e *Atta*) (PIE, 2004). De fato, algumas espécies de *Ectatomma* têm sua dieta composta por alados e operárias de formigas (WHEELER, 1986; PAIVA; BRANDÃO, 1989; LACHAUD et al., 1996), inclusive no período noturno. A maioria das espécies de *Gnamptogenys*, como *G. striatula*, *G. gracilis* e *G. moelleri*, são reconhecidamente predadores epigeicos generalistas, incluindo em sua dieta larvas de Diptera e adultos de Coleoptera, Collembola e Thysanura (LATTKE, 1995); *G. moelleri* tem uma significativa base da dieta formada por animais mortos e algumas operárias podem coletar néctar extrafloral (COGNI; OLIVEIRA, 2004).

4 Poneromorfos com atividade arborícola

Entre os poneromorfos, várias espécies têm um modo de vida inteiramente arborícola, como é o caso de algumas espécies de *Gnamptogenys*, *Neoponera*, *Ectatomma*, *Platythyrea*, *Anochetus* e *Acanthoponera*. Incluímos aqui apenas as espécies que têm biologia por excelência arborícola, o que significa localização do ninho e forrageamento restrito à vegetação. Por exemplo, *G. conccina*, consistentemente observada e coletada em árvores onde nidifica, predando artrópodes em geral (DELABIE et al., 2010); *G. pleurodon* prefere cavidades pré-existentes de plantas, forrageando em árvores e arbustos (LATTKE, 1995). *Anochetus hohenbergiae* é a maior espécie do seu gênero (>12,70 mm), nidifica em bromélias epífitas de dossel no Nordeste do Brasil (FEITOSA et al., 2012); algumas espécies de *Neoponera* são reconhecidamente arborícolas (MACKAY; MACKAY, 2010; FERNANDES et al., 2014). *Neoponera villosa* nidifica em árvores (Figura 13.4), mas forrageia tanto no solo quanto na vegetação, de dia e de noite, buscando nectários extraflorais e substâncias açucaradas de afídeos e pode carregar gotas de líquido entre as mandíbulas (PAUL; ROCES, 2003), comportamento compartilhado com *Odontomachus haematodus* (DELABIE, 2001) e *Platythyrea* (DE ANDRADE, 2004). *Neoponera crenata* e *N. unidentata* usam várias espécies de plantas como local de construção de ninhos; outras espécies nidificam exclusivamente em plantas mirmecófitas do gênero *Cecropia* (*Neoponera insignis*, *N. luteola* e *N. fisheri*) (MACKAY; MACKAY, 2010; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Espécies de *Acanthoponera* são coletadas ou observadas em vegetação mais frequentemente no período noturno; o conhecimento sobre a história natural de suas espécies é incipiente (FEITOSA, 2011), assim como das espécies de *Heteroponera* que parecem ter uma preferência pelo estabelecimento de suas colônias em árvores e arbustos; esse é o caso de *H. inermis*

Figura 13.4. *Neoponera villosa*, poneromorfa com atividade arborícola, nidificando em uma árvore morta. Local: Fazenda Califórnia, Serra da Bodoquena, MS (Foto: Paulo Robson de Souza).

Figura 13.5. Poneromorfos com atividade arborícola: *Paraponera clavata* explorando nectário floral de *Pseudobombax* (Malvaceae) de noite. Local: Cerrado da UFMS, Campo Grande, MS (Foto: Paulo Robson de Souza).

Figura 13.6. Uma operária de *Ectatomma tuberculatum* que exibe forrageamento predominantemente na vegetação, explorando nectário floral. Local: Floresta ripária do Rio Paraguai, Serra do Amolar, Pantanal, MS (Foto: Paulo Robson de Souza).

e *H. panamensis* (FEITOSA, 2011). Adicionamos a esse grupo também *Paraponera clavata* (Figura 13.5) e *E. tuberculatum* (Figura 13.6) que exibem forrageamento predominantemente na vegetação, se alimentando de nectários. Algumas espécies de *Hypoponera, Anochetus hohenbergiae* (FEITOSA et al., 2012), *Odontomachus hastatus* (CAMARGO; OLIVEIRA, 2012) e *Anochetus mayri* (LONGINO, 2010), por exemplo, exploram a interface raiz-vegetação de epífitas arbóreas.

5 Poneríneos com mandíbulas longas

Odontomachus e algumas *Anochetus* formam um grupo caracterizado pelo grande tamanho de corpo e as mandíbulas lineares relativamente longas, representando alguns dos maiores predadores do solo e serapilheira. Reúne espécies predadoras equipadas com mandíbulas que apresentam movimento de fechamento extremamente rápido, chamadas de mandíbulas armadilha, adaptadas

para predação, ficando paralelas quando fechadas e com abertura de 180 graus quando estão buscando presas. Esse mecanismo surgiu independentemente em três subfamílias (ou quatro vezes na história evolutiva de Formicidae): nos gêneros poneríneos *Odontomachus* e *Anochetus*, no gênero extratropical formicíneo *Myrmoteras* e na tribo Dacetini (Myrmicinae – *sensu* BOLTON, 2003) (LARABEE; SUAREZ, 2014). *Odontomachus* possui comportamento agressivo em relação às outras espécies que visitam a mesma fonte de alimento; frequentemente outros indivíduos são recrutados na colônia por *tandem running* na tentativa de dominância de recursos alimentares.

6 Poneríneos crípticos especializados

Incluímos aqui uma grande diversidade de formas, reunindo espécies pouco estudadas, com morfologia muito modificada sugerindo uso especializado de recursos. Há espécies de tamanho relativo médio a pequenas, mandíbulas estreitas e com pontos de articulação distantes entre si, com dentição diferenciada (com é o caso de *Stigmatomma* com duplo alinhamento de dentes na mandíbula), alguns gêneros com dentes clipeais (é o caso de *Stigmatomma*, *Prionopelta* e alguns *Typhlomyrmex*), olhos próximos ou distantes da inserção da mandíbula, distantes entre si, reduzidos ou ausentes.

Entre os proceratiíneos, há indicações na literatura que *Discothyrea* preda ootecas de aranhas (BROWN, 1958; LEVIEUX, 1977; DEJEAN; DEJEAN, 1998), enquanto *Probolomyrmex* e *Proceratium* são especializados em ovos de artrópodes (TAYLOR, 1965; BROWN, 1975, 1980; BARONI URBANI; DE ANDRADE, 2003). Amblioponíneos do gênero *Prionopelta* são especializados em dipluros campodeídeos e *Stigmatomma* em Myriapoda. Alguns poneríneos, como *Centromyrmex*, são especializados em cupins (KEMPF, 1966; DELABIE, 1995), *Thaumatomyrmex* em miriápodes Polyxenidae (BRANDÃO et al., 1991; EISNER et al., 1996; JAHYNY et al., 2008; RABELLING et al., 2012), *Belonopelta* em dipluros (WILSON, 1955) e *Leptogeny*s em isópodes terrestres (LENKO, 1966; DEJEAN; EVRAERTS, 1997). Entre os ectatommíneos, espécies do grupo *rastrata* de *Gnamptogeny*s, são especializadas em diplópodes, *G. banksi* preda miriápodes, *G. hartmanni* preda coleópteros, *G. horni* preda outras formigas e *G. bruchi* caça formigas do gênero *Trachymyrmex* (LATTKE, 1995); *Typhlomyrmex meire* preda imaturos de *Acropyga fuhrmanni* (LACAU et al., 2004).

Não há informações sobre dieta alimentar dos *Probolomyrmex* neotropicais, somente algumas observações comportamentais de *P. boliviensis* (TAYLOR, 1965), mas em função do elevado número de glândulas epidérmicas, essas formigas provavelmente apresentam atividade especializada (Lacau, com. pessoal).

7 Poneríneos com biologia semi-nômade e forrageamento em colunas

Leptogenys e *Simopelta* adotam forrageamento em densas colunas de ataque, buscando presas, bem como algumas síndromes de formigas legionárias (deslocamento constante do ninho, incluindo transporte de imaturos, e produção sincronizada da prole). *Simopelta* ataca principalmente *Pheidole* e ocasionalmente *Stenamma* (Myrmicinae), sendo mais comuns na Costa Rica, em altitudes intermediárias (cerca de 1.500m) (LONGINO, 2010). *Neoponera marginata* emprega colunas de ataque e preda cupins do gênero *Neocapritermes*, enquanto *N. commutata* preda cupins do gênero *Syntermes* (MACKAY; MACKAY, 2010). *Leptogenys* é considerada semi-nômade porque mudanças de ninho para outras áreas foram observadas em campo em mais de uma oportunidade, quando as operárias carregam ovos e pupas.

A importância das guildas nos estudos sobre estrutura morfológica da fauna de formigas e processos funcionais nos ecossistemas

Um inventário faunístico qualificado e uma taxonomia refinada são pré-requisitos essenciais para a compreensão dos processos ecológicos de ecossistemas. Inferimos aqui que a filogenia está relacionada intimamente à ecologia funcional, uma vez que guildas ancestrais foram se diversificando e mudando o cenário ecológico da comunidade conforme a adaptação das espécies a outros nichos. A evolução das guildas pode ser uma repetição do processo de especiação por cladogênese e, ao longo do tempo, grupos funcionais são extintos e outros criados.

As formigas poneromorfas são, sem dúvida, mais diversas em áreas íntegras de fisionomias florestadas, reflexo da particularidade na composição

de espécies por área amostrada e por um número relativamente alto de espécies representadas por poucos indivíduos, principalmente quando são utilizadas técnicas de amostragem como extratores Winkler, *pitfall*, iscas e coletas ativas qualitativas. O impacto das populações de poneromorfas na estrutura da comunidade ainda é pouco avaliado e poucos estudos adotam abordagens que permitam esta avaliação, como o que foi verificado para *P. striata* e *Odontomachus chelifer* que produzem um importante aporte na produção de sementes de árvores de florestas pluviais devido à alta concentração de nutrientes ao redor do ninho (PASSOS; OLIVEIRA, 2002).

Deve-se aprimorar a classificação da comunidade em guildas nos estudos de ecologia evolutiva e biogeográfica, para que a abordagem funcional de ecossistemas não seja feita de forma superficial. A presente proposta integra dados sobre grupos tróficos (carnívoras, nectarívoras, detritívoras ou onívoras), síndromes comportamentais (agressivas, subordinadas, oportunistas, ágeis ou parasitas), distribuição espacial no hábitat (arborícolas, serapilheira, superfície e subterrâneas), forma de recrutamento (patrulheiras, focais, crípticas ou nômades), reprodutivas (monogínicas, polígínicas, ergatoides, *microgines* e populações clones) e morfométricas (tamanho relativo de corpo, olhos e mandíbulas) para delimitar macroguildas. O uso deste modelo conceitual permite também a delimitação de microguildas em estudos locais de comunidades, descrevendo de forma elaborada e adequada a organização da fauna de formigas em diferentes áreas da Região Neotropical. Consideramos isto importante porque pode ocorrer sobreposição entre espécies de macroguildas diferentes, determinada pelo extenso repertório da biologia das formigas. Operárias de muitas espécies de poneromorfas comuns nas florestas tropicais patrulham constantemente a área próxima ao ninho em busca de invertebrados vivos ou mortos, frutos, fezes de vertebrados e substâncias açucaradas; há espécies que modificam o uso dos recursos ao longo do ano (RAIMUNDO et al., 2009). Análises de estruturação morfológica sugerem certa sobreposição entre algumas guildas (SILVA; BRANDÃO, 2010), mas faltam estudos intra-guilda descrevendo padrões sazonais de uso dos recursos e eventuais mudanças de biologia trófica.

Cada guilda tem sua importância dentro das comunidades, em função da sua contribuição para os fluxos de energia e biomassa nos sistemas ecológicos; quantificar e descrever a relação entre atributos morfológicos-fisiológicos e o papel funcional das formigas no diferentes ecossistemas pode ser fundamental para a biologia da conservação; considerar a estrutura da comunidade em guildas é uma importante ferramenta para atingir este objetivo.

Referências

ARIAS-PENNA, T. M. Subfamilia Ectatomminae. In: JIMÉNEZ, E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T. M.; LOZANO-ZAMBRANO, F. H. (Eds). **Sistematica, Biogeografia y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia.** Instituto Alexander von Humboldt, Bogota, 2008, p. 53-107.

BARONI URBANI, C.; DE ANDRADE, M. L. **The Ant Genus *Proceratium* in the Extant and Fossil Record (Hymenoptera: Formicidae)**. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali, 2003, 492 p. (Monografie, 36).

BLAUM, N.; MOSNER, E.; SCHWAGER, M.; JELTSCH, F. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. **Biodiversity and Conservation**, London, v.20, p. 2333-2345, 2011.

BLONDEL, J. Guilds or functional groups: does it matter? **Oikos**, Copenhagen, v. 100, p. 223-231, 2003.

BLONDER, B.; LAMANNA, C.; VIOLLE, C.; ENQUIST, B. J. The n-dimensional hypervolume. **Global Ecology and Biogeography:** A journal of Macroecology, Oxford, v. 23, p. 595-609, 2014.

BOLTON, B. 2003. **Synopsis and Classification of Formicidae**. Gainesville: American Entomological Institute. p. 1-370 (Memoirs of the American Entomological Institute, 71), 2003.

BRADY, S. G.; SCHULTZ, T. R.; FISHER, B. L.; WARD, P. S. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 103, p. 18172-18177, 2006.

BRANDÃO, C. R. F.; DINIZ, J. L. M.; TOMOTAKE, M. E. *Thaumatomyrmex* strips millipedes for prey, a novel predatory behaviour in ants and the first case of sympatry in the genus. **Insectes Sociaux**, Basel, v. 38, p. 335-344, 1991.

BRANDÃO, C. R. F.; SILVA, R. R.; DELABIE, J. H. C. Formigas (Hymenoptera). In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Eds.). **Bioecologia e Nutrição de Insetos: Base para o Manejo Integrado de Pragas**. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, DF, 2009, p. 323-370.

BRANDÃO, C. R. F.; SILVA, R. R.; DELABIE, J. H. C. Neotropical ants (Hymenoptera) functional groups: nutritional and applied implications. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Eds.). **Bioecology and Insect Nutrition**. CRC Press, Taylor; Francis Company, 2012, p. 213-236.

BROWN, W. L., Jr. Predation of arthropod eggs by the ant genera *Proceratium* and *Discothyrea*. **Psyche**, Cambridge, v. 64, p. 115, 1958.

BROWN, W. L., Jr. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cylindromyrmecini, Acanthostichini, and Aenictogitini. **Search Agriculture**: entomology, Ithaca, v. 5, p. 1-115, 1975.

BROWN, W. L., Jr. A remarkable new species of *Proceratium*, with dietary and other notes on the genus (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche**, Cambridge, v. 86, p. 337-346, 1980.

CAMARGO, R. X.; OLIVEIRA, P. S. Natural history of the neotropical arboreal ant, *Odontomachus hastatus*: nest sites, foraging schedule, and diet. **Journal of Insect Science**, Tucson, v. 12, p. 48, 2012.

CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. **Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches**. Chicago, IL. University of Chicago Press, 2003, 212 p.

COGNI, R.; OLIVEIRA, P. S. Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux**, Basel, v. 51, p. 123-130, 2004.

COLWELL, R. K.; RANGEL, T. F. Hutchinson's duality: the once and future niche. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 106, p. 19651-19658, 2009.

DASH, S. T. **A taxonomic revision of the New World *Hypoponera* Santschi, 1938 (Hymenoptera: Formicidae)**. University of Texas, El Paso, Ph.D thesis. 2011, 277 p.

DAVIDSON, D. W. Ecological stoichiometry of ants in a New World rain forest. **Oecologia**, Berlin, v. 142, p. 221-231, 2005.

DAVIDSON, D. W.; COOK, S. C.; SNELLING, R. R.; CHUA, T. H. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. **Science**, Washington, DC, v. 300, p. 969-972, 2003.

DE ANDRADE, M. L. A new species of *Platythyrea* from Dominican amber and description of a new extant species from Honduras. **Revue Suisse de Zoologie**, Genève, v. 111, p. 643-655, 2004.

DE PAULA, G. A. R. Perspectiva histórica e estudo de conceitos em ecologia funcional. **Oecologia Australis**, Rio de Janeiro, v.17, p. 331-346, 2013.

DEJEAN, A.; DEJEAN, A. How a ponerinae ant acquired the most evolved mode of colony foundation. **Insectes Sociaux**, Basel, v. 45, p. 343-346, 1998.

DEJEAN, A.; EVRAERTS, C. Predatory behavior in the genus *Leptogenys*: a comparative study. **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 10, p. 17-191, 1997.

DELABIE, J. H. C. Inquilinismo simultâneo de duas espécies de *Centromyrmex* (Hymenoptera; Formicidae; Ponerinae) em cupinzeiros de *Syntermes* sp (Isoptera; Termitidae; Nasutermitinae). **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 39, p. 605-609, 1995.

DELABIE, J. H. C. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 30, p. 501-516, 2001.

DELABIE, J. H. C.; AGOSTI, D.; NASCIMENTO, I. C. Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. In: AGOSTI, D.; MAJER, J. D.; ALONSO, L. E.; SCHULTZ, T. (Eds.). **Sampling ground-dwelling ants**: case studies from the world's rain forests. Perth, Australia, Curtin University School of Environmental Biology, Bulletin, No. 18, 2000, p. 1-17.

DELABIE, J. H. C.; DA ROCHA, W. D.; FEITOSA, R. M.; DEVIENNE, P.; FRESNEAU, D. *Gnamptogenys concinna* (F. Smith, 1858): nouvelles données sur sa distribution et commentaires sur ce cas de gigantisme dans le genre *Gnamptogenys* (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae). **Bulletin de la Société entomologique de France**, Paris, v. 115, p. 269-277, 2010.

DIAMOND, S. E.; NICHOLS, L. M.; MCCOY, N.; HIRSCH, C.; PELINI, S. L.; SANDERS, N. J.; ELLISON, A. M.; GOTELLI, N. J.; DUNN, R. R. A physiological trait-based approach to predicting the responses of species to experimental climate warming. **Ecology**, Durham, v. 93, p. 2305-2312, 2012.

ELTON, C. S. **Animal Ecology**. University of Chicago Press. 1927, 209p.

EISNER, T.; EISNER, M.; DEYRUP, M. Millipede defense: use of detachable bristles to entangle ants. **Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 93, p. 10848-10851, 1996.

FARIAS, A. A.; JAKSIC, F. M. Assessing the relative contribution of functional divergence and guild aggregation to overall functional structure of species assemblages. **Ecological Informatics**, Amsterdam, v. 1, p. 367-375, 2006.

FEITOSA, R. M. **Revisão taxonômica e análise filogenética de Heteroponerinae (Hymenoptera, Formicidae)**. Universidade de São Paulo, FFCLRP, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Entomologia. Tese de Doutorado, 2011, 297 p.

FEITOSA, R. M.; HORA, R. R.; DELABIE, J. H. C.; VALENZUELA, J.; FRESNEAU, D. A new social parasite in the ant genus *Ectatomma* F. Smith (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae). **Zootaxa**, Auckland, v. 1713, p. 47-52, 2008.

FEITOSA, R. M.; LACAU, S.; DA ROCHA, W. D.; OLIVEIRA, A. R.; DELABIE, J. H. C. A giant new arboreal species of the ant genus *Anochetus* from Brazil (Formicidae: Ponerinae). **Annales de la Société Entomologique de France**, Paris, v. 48, p. 253-259, 2012.

FERNANDES, I. O.; DE OLIVEIRA, M. L.; DELABIE, J. H. C. Description of two new species in the Neotropical *Pachycondyla foetida* complex (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) and taxonomic notes on the genus. **Myrmecological News**, Vienna, v. 19, p. 133-163, 2014.

FERNÁNDEZ, F. C.; ARIAS-PENNA, T. M. Las hormigas cazadoras en la región Neotropical. In: JIMÉNEZ, E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T. M.; LOZANO-ZAMBRANO, F. H. (Eds). **Sistematica, Biogeografia y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia.** Instituto Alexander von Humboldt, Bogota, 2008, p. 3-40.

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. **Null Models in Ecology**. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 1996, 368 p.

GRINNELL, J. The niche-relationships of the California thrasher. **Auk**, Washington, v. 34, p. 427-433, 1917.

HOLT, R. D. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 106, p. 19659-19665, 2009.

HORA, R. R.; DOUMS, C.; POTEAUX, C.; FÉNÉRON, R.; VALENZUELA, J.; HEINZE, J.; FRESNEAU, D. Small queens in the ant *Ectatomma tuberculatum*: a new case of social parasitism. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Berlin, v. 59, p. 285-292, 2005.

HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks: Cold Spring Harbor symposium. **Quantitative Biology**, Cold Spring Harbor NY, v. 22, p. 415-427, 1957.

JACKSON, A. L.; INGER, R.; PARNELL, A. C.; BEARSHOP, S. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 80, p. 595-602, 2011.

JAHYNY, B.; LACAU, S.; DELABIE, J. H. C.; FRESNEAU, D. Le genre *Thaumatomyrmex* Mayr 1887, cryptique et prédateur spécialiste de Diplopoda Penicillata. In: JIMÉNEZ, E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T. M.; LOZANO-ZAMBRANO, F. H. (Eds). **Sistematica, Biogeografia y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia.** Instituto Alexander von Humboldt, Bogota, 2008, p. 329-346.

JAKSIC, F. M. Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. **Oikos**, Copenhagen, v. 37, p. 397-400, 1981.

JAKSIC, F. M.; MEDEL, R. G. Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters. **Oecologia**, Berlin, v. 82, p. 87-92, 1990.

JIMÉNEZ, E.; FERNÁNDEZ, F. T. M.; LOZANO-ZAMBRANO, F. H. (Eds.). **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas cazadoras de Colombia**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, 2008, 609 p.

KASPARI, M. Taxonomic level, trophic biology and the regulation of local abundance. **Global Ecology and Biogeography:** a journal of macroecology, Oxford, v. 10, p. 229-244, 2001.

KEARNEY, M.; SIMPSON, S. J.; RAUBENHEIMER, D.; HELMUTH, B. 2010. Modelling the ecological niche from functional traits. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, London, v. 365, p. 3469-3483.

KEMPF, W. W. A synopsis of the neotropical ants of the genus *Centromyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica**, Petropólis, v. 9, p. 401-410, 1966.

LACAU, S., VILLEMANT, C.; DELABIE, J. H. C. *Typhlomyrmex meire*, a remarkable new species endemic to Southern Bahia, Brazil (Formicidae: Ectatomminae). **Zootaxa**, Auckland, v. 687, p. 1-23, 2004.

LACHAUD, J. P.; LÓPEZ-MÉNDEZ, J. A.; SCHATZ, B.; DE CARLI, P.; BEUGNON, G. Comparaison de l'impact de prédation de deux ponérines du genre *Ectatomma* dans un agroécosystème néotropical. **Actes des Colloques Insectes Sociaux**, Paris, v. 10, p. 67-74, 1996.

LANAN, M. Spatiotemporal resource distribution and foraging strategies of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, Vienna, v. 20, p. 53-70, 2014.

LARABEE, F. J.; SUAREZ, A. V. The evolution and functional morphology of trap-jaw ants (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, Vienna, v. 20, p. 25-36, 2014.

LATTKE, J. E. Revision of the ant genus *Gnamptogenys* in the New World (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Hymenoptera Research**, Washington, DC, v. 4, p. 137-193, 1995.

LENKO, K. A formiga *Leptogenys bohlsi* como predadora de isopodos (Hymenoptera: Formicidae). **Papeis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 19, p. 59-61, 1966.

LEVIEUX, J. La nutrition des fourmis tropicales. V. Elements de synthese: les modes d'exploitation de la biocenose. **Insectes Sociaux**, Basel, v. 24, p. 235-260, 1977.

LONGINO, J. T. Ants of Costa Rica. 2010. Disponível em: http://www.evergreen.edu/ants/AntsofCostaRica.html. Acesso em: 30 Maio de 2014.

MCGILL, B. J., ENQUIST, B., WEIHER, E.; WESTOBY, M. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, Cambridge, v. 21, p. 178-185, 2006.

MACKAY, W. P.; MACKAY, E. E. **The systematics and biology of the New World ants of the genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae)**. Edwin Mellon Press, Lewiston, 2010. 642 p.

MOREAU, C. S.; BELL, C. D.; VILA, R.; ARCHIBALD, S. B.; PIERCE, N. E. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. **Science**, Washington, DC, v. 312, p. 101-104, 2006.

MORGAN, E. D.; JUNGNICKEL, H.; KEEGANS, S. J.; NASCIMENTO, R. R.; BILLEN J.; GOBIN B.; ITO, F. Comparative survey of abdominal gland secretions of the ant subfamily Ponerinae. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 29, p. 95-114, 2003.

NEWSOME, S. D.; DEL RIO, C. M.; BEARSHOP, S.; PHILLIPS, D. L. A niche for isotopic ecology. **Frontiers in Ecology and Environment**, Washington, DC, v. 5, p. 429-436, 2007.

PAIVA, R. V. S.; BRANDÃO, C. R. F. Estudos sobre a organização social de *Ectatomma permagnum* Forel, 1908 (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 49, p. 783-792, 1989.

PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Ants affect the distribution and performance of *Clusia criuva* seedlings, a primarily bird-dispersed rainforest tree. **Journal of Ecology**, London, v. 90, p. 517-528, 2002.

PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Interaction between ants and fruits of *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in a Brazilian sandy plain rainforest: ant effects on seeds and seedlings. **Oeologia**, Berlin, v. 139, p. 376-382, 2004.

PAUL, J.; ROCES, F. Fluid intake rates in ants correlate with their feeding habits. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 49, p. 347-357, 2003.

PEETERS, C. Convergent evolution of wingless reproductives across all subfamilies of ants, and sporadic loss of winged queens (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, Vienna, v. 16, p. 75-91, 2012.

PIANKA, E. R. Guild structure in desert lizards. **Oikos**, Copenhagen, v. 35, p. 194-201, 1980.

PIE, M. R. Foraging ecology and behaviour of the ponerine ant *Ectatomma opaciventre* Roger in a Brazilian savannah. **Journal of Natural History**, London, v. 38, p. 717-729, 2004.

RABELLING, C.; VERHAAGH, M.; GARCIA, M. V. B. Observations on the specialized predatory behavior of the pitchfork-mandibles ponerine ant *Thaumatomyrmex paludis* (Hymenoptera: Formicidae). **Breviora**, United States, v. 533, p. 1-8, 2012.

RAIMUNDO, R. L. G.; FREITAS, A. V. L.; OLIVEIRA, P. S. Seasonal patterns in activity rhythm and foraging ecology in the Neotropical forest-dwelling ant, *Odontomachus chelifer* (Formicidae, Ponerinae). **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, v. 102, p. 1151-1157, 2009.

ROOT, R. B. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. **Ecological Monographs**, Durham,v. 37, p. 317-350, 1967.

SCHIMPER, A. F. W. **Plant-Geography Upon a Physiological Basis**. Oxford, Clarendon Press. 1903, 839 p.

SCHMIDT, C. A.; SHATTUCK, S. O. The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of ponerine ecology and behavior. **Zootaxa**, Auckland, v. 3817, p. 1-242,2014.

SILVA, R. R.; BRANDÃO C. R. F. Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. **Ecological Monographs**, Durham, v. 80, p. 107-124, 2010.

SILVA, R. R.; BRANDÃO C. R. F. Ecosystem-wide morphological structure of leaf-litter ant communities along a tropical latitudinal gradient. **PLoS One**, San Francisco, v. 9, p. e93049, 2014.

SILVESTRE, R.; BRANDÃO, C. R F.; SILVA, R. R. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado, Brasil. In: FERNÁNDEZ, F. (Ed.). **Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical**. Bogotá, Instituto Humboldt. p. 113-143, 2003.

SIMBERLOFF, D.; DAYAN, T. The guild concept and the structure of ecological communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 22, p. 115-143, 1991.

SOBERÓN, J.; NAKAMURA, M. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, DC, v. 106, p. 19644-19650, 2009.

TAYLOR, R. W. A monographic revision of the rare tropicopolitan ant genus *Probolomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). **Transactions of the Royal Entomological Society of London**, London, v. 117, p. 345-365, 1965.

WEBER, N. A. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, Washington, DC, v. 48, p. 1-16, 1946.

WHEELER, D. E. *Ectatomma tuberculatum* foraging biology and association with *Crematogaster* (Hymenoptera Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, Washington, DC, v. 79, p. 300-303, 1986.

WIENS, J. A. **The Ecology of Bird Communities: Foundations and Patterns**. Cambridge, Cambridge University Press. v.1, 1989, 538 p.

WILSON, E. O. Ecology and behavior of the ant *Belonopelta deletrix* Mann (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche**, Cambridge, v. 62, p. 82-87, 1955.

WILSON, J. B. Guilds, functional types and ecological groups. **Oikos**, Copenhagen,v. 86, p. 507-522, 1999.

14

Notas sobre interações competitivas envolvendo formigas poneromorfas

Rogerio Silvestre, Paulo Robson de Souza, Gabriel Santos Silva, Bhrenno Maykon Trad, Vinicius Marques Lopez

Resumo

Toda interpretação de protocolos de observações do comportamento animal vem recheada de antropomorfismos; contudo os registros observados têm um sentido mais amplo visto aos olhos de um especialista, que pode dar ressignificados a conceitos pré-estabelecidos e reinterpretar certos comportamentos que aparentemente têm intenções determinadas, mas que muitas vezes podem ser respostas a algo não visível ou mensurável pelo observador. Visualizar e analisar atos comportamentais de ação e reação de Hymenoptera no campo não é uma tarefa simples de ser feita e exige muita percepção, previsibilidade, imaginação e até mesmo sorte, todos, é claro, sentidos humanos, que limitam nossa interação com a natureza.

Neste capítulo apresentamos uma série de notas de comportamentos obtidas em campo de interações interespecíficas envolvendo formigas poneromorfas, na tentativa de responder quais são os competidores em potencial para este grupo de espécies tratadas na literatura como “formigas caçadoras”; analisando, assim, como este agrupamento artificial, de espécies com ecologias similares, interage no espaço e tempo, sobrepondo os seus nichos ecológicos e compartilhando recursos com outras espécies de formigas sintópicas.

Partimos do pressuposto de que pelo fato de as formigas poneromorfas epigeicas serem na maioria predadoras solitárias e patrulharem grandes áreas ao redor do ninho, elas seriam competidoras entre si, compondo desta forma uma guilda de espécies predadoras solitárias grandes, na qual, neste universo, seria passível de serem observadas interações agonísticas entre as espécies que co-ocorrem na mesma área. Contudo, isto é extremamente raro de ser observado e fotografado em campo. Fotografar atos comportamentais se torna ainda mais difícil no campo porque além de sorte é necessário técnica. O esforço desta tarefa é muito dispendioso, pois um ato comportamental que leva poucos segundos tem que ser capturado pela lente, sendo o comportamento congelado na fotografia.

Este texto é um apanhado de notas de cadernos de campo e da análise de dezenas de vídeos e de centenas de registros fotográficos de observações de campo de vários anos de pesquisa. Aqui tratamos de discutir qual a dinâmica de visitação em iscas atrativas e quais estratégias comportamentais são empregadas pelas formigas poneromorfas em interações interespecíficas.

SILVESTRE, Rogerio; SOUZA, Paulo Robson de; SILVA, Gabriel Santos; TRAD, Bhrenno Maykon; LOPEZ, Vinicius Marques. Notas sobre interações competitivas envolvendo formigas poneromorfas. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 181-201.

Abstract

Observations on competitive interactions involving poneromorph ants - We present a series of behavioural observations obtained from field observations concerning interspecific interactions of poneromorph ants in an attempt to answer what the potential competitors for this group of ants are. We analysed this using artificial groupings of species with similar ecologies, interacting in space and time, overlapping in their ecological niches and sharing resources with other species of syntopic ants. Observation and analysis of behavioural actions and reactions of Hymenoptera in the field is not a simple task and requires a lot of insight, predictability, imagination and even luck. However, in the eyes of an expert, the observed records can provide new meanings to pre-established concepts and allow reinterpretation of certain behaviours. This can often provide answers to something that is not visible or measurable by the observer. The records analysed were made by the authors at different times, over more than twenty years. We applied field observation protocols at various sites in Brazil, including the Cerrado vegetation types, Deciduous Forest, Pantanal, Caatinga, Chaco and Atlantic Rainforest. The discontinuous periods of field expeditions totalled approximately 200 hours of observation. Several interactions were filmed and photographed successfully during this period, and hundreds of field notes were amassed. The first phenomenon that we investigated was the existence of interspecific aggressive behaviour at baits, against a backdrop of direct competition for the established resource. We then categorized the observed behavioural acts into action and reaction of interacting species. When we found dominance at the food supply, we investigated how it took place? We asked what behavioural categories, foraging strategies and morphological traits would be involved in those interactions that resulted in dominance at baits and subsequent exclusion of other species? Another issue that we investigated is whether one species is always dominant, regardless of which species are present at the same bait. At approximately half of the baits observed, interspecific aggression was observed. Our results indicate that a more persistent resource is not a prerogative for certain behaviourally aggressive species, and they may also employ other important strategies in this context, for example, mass recruitment. Although poneromorphs are usually aggressive predators, they are seldom dominant at baits, possibly due to them having individual foraging strategies or tandem recruitment. However, they often visit the food source and collect food, even in the presence of other species. The fact that poneromorphs are generally large allows them to obtain a comparable amount of food to that of species with massive recruitment capabilities. Diversification in the diet of these ants induces niche overlap, which, in tropical environments with high spatial heterogeneity, allows the coexistence of different resource-sharing strategies. The epigaeic species of Ponerinae, Ectatomminae and Paraponerinae, seem to clearly establish their foraging areas, recognizing those enemies that are in the same morpho-functional space, thus avoiding contact and dispute over food supply; in other words, they recognize their "intimate enemies". Our results suggest that dominance is related to certain situations favouring one or other species. We conclude that in tropical environments there is no pre-established dominance hierarchy, as reported in temperate environments and that a very large number of ecological, physiological and spatial variables is influencing the competitive interactions involving poneromorph ants.

Estratégias de forrageamento e a competição por recursos

Devido a sua forma de organização, seu hábito oportunista e a grande diversidade de espécies coexistindo numa mesma área, muitas espécies compartilham recursos e sobrepõem seus nichos ecológicos; desta forma, a competição é frequentemente observada entre operárias de espécies de formigas (GREENSLADE, 1982). A competição é apontada por Dobzhanski (1950) e Hölldobler; Wilson (1990) como sendo determinante para definir a estrutura da comunidade local.

Como as formigas são insetos sociais, o resultado das interações interespecíficas dependerá de características tanto em nível da colônia como

no nível do indivíduo, e a vitória desta disputa entre duas colônias ou operárias de diferentes espécies pode depender de características tais como o tamanho corporal, a morfologia, a presença de um aparato de ferrão, ou de outras características fisiológicas associadas a este contexto, como a defesa química por exemplo. Assimetrias podem resultar de diferenças numéricas com base no tamanho da colônia ou da localização do ninho, ou habilidades de recrutamento em diferentes escalas (MORRISON, 2000).

Na competição por alimento, as formigas utilizam um rico repertório de técnicas de forrageamento, sendo um dos mais comuns a monopolização do território onde a colônia explora o recurso. A patrulha da área de caça e a contínua vigilância da fonte de alimento têm o sentido de prevenir o acesso de outras espécies ao recurso, inclusive de operárias da mesma espécie oriundas de diferentes colônias. Zinck et al. (2008) correlacionaram significativamente a distância geográfica e a agressividade na interação intraespecífica entre colônias poligínicas e polidômicas de *Ectatomma tuberculatum* (Olivier, 1792), sugerindo que ambos sinais genéticos e ambientais podem estar envolvidos no reconhecimento dos mecanismos de discriminação das companheiras de ninho.

As espécies que utilizam o recrutamento massivo e a agressividade têm chances de dominar a fonte de alimento e excluir outras espécies (HUNT, 1974; TRANIELLO, 1989; SILVESTRE, 1995). A aptidão em explorar o hábitat para a obtenção do alimento está associada à capacidade de aprendizagem e experiência das operárias, ao tipo de orientação empregado (se químico ou visual), às morfologias especializadas, à distância da entrada do ninho em relação ao tipo de recurso utilizado, ao estresse térmico, à quantidade e qualidade dos alimentos e ao *status* nutricional e sazonalidade da colônia (BERNSTEIN, 1975; LEVINGS; TRANIELLO, 1981; OVERAL, 1986; BRANDÃO et al., 2000; GUÉNARD; SILVERMAN, 2011). Bred et al. (1987) e Fewell et al. (1996) demonstraram em seus estudos com *Paraponera clavata* (Fabricius, 1775) que respostas graduais de comportamento e eventuais mudanças na estratégia de recrutamento aparecem dependendo da qualidade nutricional do recurso utilizado e da distância da fonte alimentar em relação ao ninho.

A razão de depósito de marcas químicas, a persistência em uma determinada direção, a atração a novas fontes e trilhas, o efeito da concentração do feromônio no recrutamento, além de propriedades como a razão de evaporação das marcas, temperatura e a velocidade de locomoção das operárias forrageando, são fatores determinantes no comportamento de resposta de grupo (HUNT, 1974; HAGEN et al., 1984; MOUTINHO, 1991; EDELSTEIN-KESHET et al., 1995).

Torres (1984), estudando a coexistência de espécies de formigas em comunidades de Porto Rico, tenta responder se as espécies que têm seus nichos sobrepostos com o de outras tenderiam a ser mais agressivas. Seus resultados indicam que agressões entre formigas de espécies diferentes são menos frequentes em áreas florestadas quando comparadas a áreas cobertas por outras formações, incluindo agroecossistemas, sugerindo que agressões interespecíficas nas fontes alimentares prevalecem em habitats com estruturas menos heterogêneas, e que nem sempre a sobreposição de nichos induz à agressividade.

A conduta agressiva é normalmente associada ao comportamento territorial, mas muitas espécies de formigas evitam o dispêndio de energia de uma competição direta empregando outras estratégias menos custosas do que a agressividade como, por exemplo, a segregação temporal e espacial, o uso de combates ritualizados, ou utilizando estratégias diferentes de forrageamento (PASSERA; ARON, 2006).

Levings (1983) discute o emprego da flexibilidade e territorialidade na procura e obtenção do alimento pelas formigas de uma comunidade e conclui que uma espécie provavelmente interage com muitas outras com requisitos ecológicos similares ao longo do tempo, o que pode resultar em dois efeitos seletivos opostos: na especialização, que reduz o número de espécies interativas e na alta flexibilidade e generalidade no comportamento, que aumentariam a probabilidade de contingências.

Contudo, nem só competindo vivem as formigas e muitas interações harmônicas e mutualísticas também podem ser observadas em campo.

Protocolo de observações de campo

Os registros analisados foram obtidos por meio de uma série de observações de campo, realizadas pelos autores, em diferentes épocas, com registros esparsos realizados em mais de vinte anos de coletas de informações comportamentais de espécies de formigas. Realizamos protocolos

de observações de campo em diversas localidades cobertas com as fitofisionomias representadas de Cerrado, Floresta Estacional Decidual, Pantanal, Caatinga e Mata Atlântica (Tabela 14.I). Somados os períodos descontínuos de observações de campo, totalizamos aproximadamente 200 horas analisadas. Várias interações foram filmadas e fotografadas com sucesso neste período, dentre centenas de registros.

Analisamos as notas dos protocolos de observações onde houve interações competitivas envolvendo formigas "poneromorfas" das subfamílias Ponerinae, Paraponerinae e Ectatomminae, principalmente em iscas atrativas; sendo a maior parte elaborada com sardinha em óleo comestível, mimetizando fontes de proteína e de gordura; além disso, também foram empregados outros itens como, atum, mel, carne, arroz e insetos mortos ou vivos imobilizados como, por exemplo, um gafanhoto com as pernas arrancadas, besouros, taquarinhas, dípteros, etc; também utilizamos como iscas atrativas pequenos lambaris e minhocas na beira do rio. As iscas foram distribuídas no solo (sobre o folhiço ou sobre pedra), ficando expostas pelo período de 90 a 100 minutos, dependendo do observador (noventa por cento dos registros analisados foram retirados dos cadernos de campo do primeiro autor).

A primeira questão que investigamos foi a existência de comportamentos agressivos interespecíficos na disputa pelas iscas oferecidas, com um cenário de competição direta pelo recurso estabelecido; em seguida, organizamos uma categorização dos atos comportamentais observados separados em ação e reação das espécies interagentes. Quando constatada a dominância na fonte alimentar, como ela ocorria? Que categorias comportamentais, estratégias de forrageamento e determinantes morfológicos estariam envolvidos nas interações que resultaram na dominância e exclusão de espécies da isca? Outra questão que investigamos é se uma determinada espécie é sempre dominante independentemente de quais espécies estão presentes na mesma isca.

Consideramos dominante, neste estudo, como o fato de uma espécie exercer uma ação que deprecie a atividade das outras, reduzindo ou excluindo outras espécies da fonte alimentar, seja por agressividade ou por abundância, ou ambos. Tratamos frequência, abundância e dominância como variáveis distintas nesta pesquisa. Neste caso, consideramos como: frequente, a espécie que obteve um número elevado de registros em iscas; abundante, a espécie que tem um grande número de indivíduos forrageando nas iscas; e dominante, a espécie que venceu um cenário competitivo estabelecido.

Apenas as observações que seguiram um protocolo padronizado nas localidades indicadas na Tabela 14.I foram analisadas quantitativamente; sendo que alguns registros fotográficos de observações esparsas feitas em ambientes no Pantanal e na Mata Atlântica foram utilizados neste capítulo no sentido de ilustrar determinados comportamentos, mas não entraram na análise.

Estabelecemos critérios para categorizar as espécies nas iscas quanto à dominância e quanto ao número de indivíduos presentes em intervalos de tempo pré-estabelecidos. Tomamos também uma medida de tamanho relativa das operárias de espécies participantes das interações onde houve dominância, para avaliar o efeito do tamanho nas ordens de dominância observadas em cada isca.

Categorizamos os atos comportamentais exibidos por espécies que participaram das interações e em seguida somamos os critérios gerando conjuntos de 3 pares de números cada, que representam as síndromes comportamentais exibidas em cada evento em que uma espécie de formiga Poneromorfa foi observada interagindo com outras espécies nas iscas; sendo dessa forma possível ordenar as espécies comportamentalmente dentro das interações.

TABELA 14.I – Localidades onde foram realizadas observações de interações envolvendo formigas poneromorfas em iscas atrativas.

Localidades	Período	Fitofisionomia	Coordenadas
Fazenda Santa Carlota Cajuru- SP	1992, 1993	Cerrado/Cerradão	21°27'S - 47°20'W
Estação Ecológica Jataí- Luís Antônio- SP	1995, 1996	Cerradão	21°36'S - 47°47'W
RPPN Cara da Onça, Rio Salobra, Bodoquena- MS	2009, 2013, 2014	Mata Estacional Decidual	20°44'S - 56°44'W
Campus da UFMS, Campo Grande- MS	2013, 2014	Cerrado	20°30'S - 54°36'W
Flona Contendas do Sincorá- BA	2014	Caatinga	13°55'S - 41°06'W

Para correlacionarmos o tamanho da espécie com a agressividade, consideramos tamanho como variável independente e agressividade como variável dependente. Para analisar a influência do tamanho das espécies na exclusão das iscas, consideramos o tamanho como variável independente e a exclusão como variável dependente. Nossa hipótese nula é de que a agressividade e a exclusão não estariam relacionadas ao tamanho das espécies interagentes.

Categorias comportamentais

Os atos comportamentais exibidos pelas espécies que visitaram as iscas e que interagiram agressivamente foram divididos em ação e reação e assim interpretados:

Ação

1. Avançar = ir em direção ao indivíduo de outra espécie com as mandíbulas abertas, num movimento abrupto, antropomorficamente interpretado como uma forma de ameaça.
2. Morder = agarrar com as mandíbulas partes do corpo do outro indivíduo por alguns instantes.
3. Roubar a isca = retirar a isca do indivíduo que a carregava.
4. Exibir a região do ferrão ou ferroar = virar o gáster para baixo do ventre, muitas vezes exibindo o aparelho de ferrão.
5. Levantar o gáster = agitar o gáster, aparentemente expelindo químicos repelentes.
6. Matar = Agressões que resultaram na morte do indivíduo agredido.

Reação

1. Permanecer = o indivíduo não sai da arena de alimentação mesmo depois de agredido.
2. Fugir = o indivíduo agredido deixa a isca rapidamente.
3. Ferroar = o agressor é ferroado como resposta a agressão.
4. Levantar o gáster = expelir feromônio em resposta à agressão.
5. Lutar = os dois indivíduos engajam-se em "disputa corpórea".
6. Matar = o indivíduo agredido, neste caso, mata o agressor.

Cada espécie de formiga poneromorfa registrada nas observações de campo foi também classificada em categorias que expressavam o seu comportamento em relação ao tipo de dominância; sendo definidos dois parâmetros para avaliação: o primeiro relativo ao tipo de interação, que indica principalmente a dominância ou exclusão da fonte alimentar e o segundo relativo ao fluxo dos indivíduos que cada espécie apresentou durante a visitação às iscas.

Classificação dos tipos de Dominância e Exclusão

1.0 – A não dominância (as espécies consideradas não dominantes foram aquelas que, na maioria das interações em que se envolveram, não interferiram na obtenção do alimento e nem no fluxo das outras espécies que visitaram as mesmas iscas).

1.1 – A dominância da isca realizada por agressividade.

1.2 – A dominância da isca realizada por abundância.

1.3 – A exclusão da isca (foi considerada excluída a espécie que ocupava a isca durante a observação e ao final desta teve seu fluxo reduzido à zero, devido à presença de uma espécie dominante; aplicamos a mesma denominação àquelas espécies que foram impedidas de chegar à isca).

Fluxo de Indivíduos

2.0 – Exclusivo: um único indivíduo presente durante o tempo de observação.

2.1 – Fraco: de 2 a 10 visitas realizadas à isca durante o período de observação (podendo ou não ser o mesmo indivíduo contabilizado).

2.2 – Médio: de 11 até 30 indivíduos visitaram a isca.

2.3 – Intenso: mais de 30 indivíduos visitaram a isca nos 90-100 minutos de observação.

Esta classificação de dominância possibilitou a ordenação do comportamento em conjuntos de números que indicam: o primeiro par, os tipos de dominância; o segundo par, a intensidade do fluxo dos indivíduos durante a visitação a isca; e o terceiro par, a frequência das categorias em relação ao número total de registros obtidos. Por exemplo: o conjunto [1.1],[2.2],[3/3] significa que esta espécie dominou por ser agressiva, com um fluxo de indivíduos na isca considerado médio, sendo que esta síndrome aconteceu três vezes nas três oportunidades

TABELA 14.II – Representação das categorias comportamentais para 17 espécies de formigas poneromorfas observadas visitando as iscas atrativas. Obs: 1º par indica o tipo de dominância; o 2º par indica o fluxo de indivíduos visitando a isca durante o período de observação; 3º par indica o número de vezes em que um determinado comportamento foi observado dentro do total do número de registros obtidos para a espécie.

Dinoponera australis	[1.0],[2.0],[9/12] [1.0],[2.1],[1/12] [1.3],[2.0],[2/12]	*Neoponera villosa*	[1.0],[2.0],[1/9] [1.0],[2.1],[4/9] [1.3],[2.0],[2/9] [1.3],[2.3],[2/9]
Dinoponera quadriceps	[1.0],[2.1],[6/18] [1.0],[2.2],[6/18] [1.0],[2.3],[6/18]	*Odontomachus bauri*	[1.0],[2.1],[2/2]
Ectatomma edentatum	[1.0],[2.0],[2/14] [1.0],[2.1],[10/14] [1.0],[2.3],[2/14]	*Odontomachus chelifer*	[1.0],[2.0],[2/7] [1.0],[2.1],[2/7] [1.1],[2.0],[1/7] [1.3],[2.0],[2/7]
Ectatomma brunneum	[1.0],[2.1],[3/5] [1.0],[2.2],[1/5] [1.3],[2.2],[1/5]	*Odontomachus haematodus*	[1.0],[2.2],[1/2] [1.1],[2.1],[1/2]
Ectatomma permagnum	[1.0],[2.1],[3/4] [1.3],[2.1],[1/4]	*Odontomachus meinerti*	[1.0],[2.1],[1/1]
Mayaponera constricta	[1.0],[2.1],[2/2]	*Pachycondyla harpax* *Pachycondyla impressa*	[1.0],[2.0],[2/4] [1.0],[2.0],[1/1]
Neoponera apicalis	[1.0],[2.0],[1/2] [1.0],[2.1],[1/2]	*Pachycondyla striata*	[1.0],[2.0],[2/4] [1.0],[2.1],[1/4] [1.0],[2.2],[1/4]
Neoponera obscuricornis	[1.0],[2.1],[6/12] [1.0],[2.2],[1/12] [1.0],[2.3],[3/12] [1.3],[2.1],[2/12]	*Paraponera clavata*	[1.0],[2.1],[2/4] [1.1],[2.1],[1/4] [1.2],[2.3],[1/4]

em que a espécie foi observada; enquanto o conjunto [1.0],[2.3],[1/6] significa que esta espécie não dominou a isca, que o recrutamento foi massivo (fluxo intenso) e que este comportamento ocorreu apenas uma vez nas seis oportunidades em que a espécie foi registrada (frequência absoluta) (Tabela 14.II).

Resultados e discussão das interações compiladas

A sobreposição dos períodos de atividade e de áreas de forrageamento por espécies de formigas poneromorfas que visitaram a mesma fonte alimentar (iscas) foi observada nas localidades estudadas, assim como em outros estudos realizados em outros ambientes (PETAL, 1978; ANDERSEN, 1986; HÖLLDOBLER, 1987).

Foram registrados atos comportamentais de dezessete espécies de poneromorfas nos protocolos de observações de 90-100 minutos, em mais de 200 iscas avaliadas no período nas localidades estudadas: *Dinoponera australis* Emery, 1901; *Dinoponera quadriceps* Kempf, 1971; *Ectatomma brunneum* Smith, F., 1858; *E. edentatum* Roger, 1863; *E. permagnum* Forel, 1908; *Mayaponera constricta* (Emery, 1884); *Neoponera apicalis* (Latreille, 1802); *N. villosa* (Fabricius, 1804); *N. obscuricornis* (Emery, 1890); *Odontomachus bauri* Emery, 1892; *O. chelifer* (Latreille, 1802); *O. haematodus* (Linnaeus, 1758); *O. meinerti* Mann, 1912; *Pachycondyla harpax* (Fabricius, 1804); *P. impressa* (Roger, 1861); *P. striata* Smith, F., 1858 e *Paraponera clavata* (Fabricius, 1775) e duas espécies foram fotografadas em uma observação esporádica que não consta nas análises: *Ectatomma planidens* Borgmeier, 1939 e *E. opaciventre* (Roger, 1861), interagindo em Corumbá, no Pantanal, na disputa por uma formiga *Camponotus rufipes* morta (Ver Figura 13.3 do capítulo 13).

Analisando a participação do grupo "poneromorfas" no cenário global das notas de interações compiladas, verificamos que houve a visitação por pelo menos uma espécie de formiga poneromorfa em 103 das 200 iscas consideradas; e interações agonísticas envolvendo disputa por recurso ocorreram em 40% das iscas com o envolvimento das poneromorfas.

Em aproximadamente metade das iscas observadas, agressões interespecíficas foram verificadas. As agressões provocadas por formigas poneromorfas ocasionaram a morte de um ou

mais indivíduos de outra espécie em 20 iscas observadas, neste caso a morte foi provocada em 15 oportunidades como um ato de **ação** (ou seja, uma espécie poneromorfa agrediu outra espécie assim que chegou à isca) e em cinco oportunidades como **reação** (ou seja, uma espécie poneromorfa matou outro indivíduo de outra espécie em resposta a agressão sofrida).

Como **ação**, os atos mais comuns empregados pelas formigas poneromorfas foram avançar (60% dos registros) e morder (30% dos registros), e como **reação** fugir da isca foi a resposta comportamental das formigas poneromorfas em 75% dos casos.

A dominância só foi observada 4 vezes envolvendo *Odontomachus chelifer* (1 isca), *O. haematodus* (1) e *Paraponera clavata* (2). Mesmo em alguns casos onde alguns indivíduos de *Odontomachus* dominaram a porção superior da isca, agrediram e excluíram outras espécies, a visitação a porção inferior da isca por espécies minúsculas não foi impedida.

Os resultados das análises correlação de tamanho e agressividade apontam para uma relação positiva, ou seja, espécies maiores tendem a ser mais agressivas (p=0,03). Já para os resultados analisados sobre a exclusão da isca, a hipótese nula (independência entre exclusão ou não da isca e o tamanho) não foi rejeitada (teste exato de Fisher= 0,47- uni-caudal) Isto é, apesar de espécies de tamanho relativamente grande serem mais agressivas, isto não significa que excluem consistentemente outras espécies menores da fonte alimentar.

Em 95% das observações realizadas envolvendo poneromorfas a primeira espécie destas que localizou a isca não foi a mais abundante ao final do período de observação ou exerceu um papel de dominante. Brandão et al. (2000) mostram que 85% das espécies encontram a isca de sardinha nos primeiros cinco minutos de exposição no Cerrado, sendo registradas em média 4,8 espécies visitando o mesmo recurso e que até nove espécies de formigas podem ser encontradas em uma mesma isca, sendo a sucessão de dominância do recurso intensa.

A Figura 14.1 apresenta dois exemplos da sucessão de dominância em iscas onde houve interação competitiva entre espécies, ilustrando a frequência de registros em intervalos de 15 minutos para as espécies *Pachycondyla striata* e *Neoponera villosa* no Cerrado do estado de São Paulo.

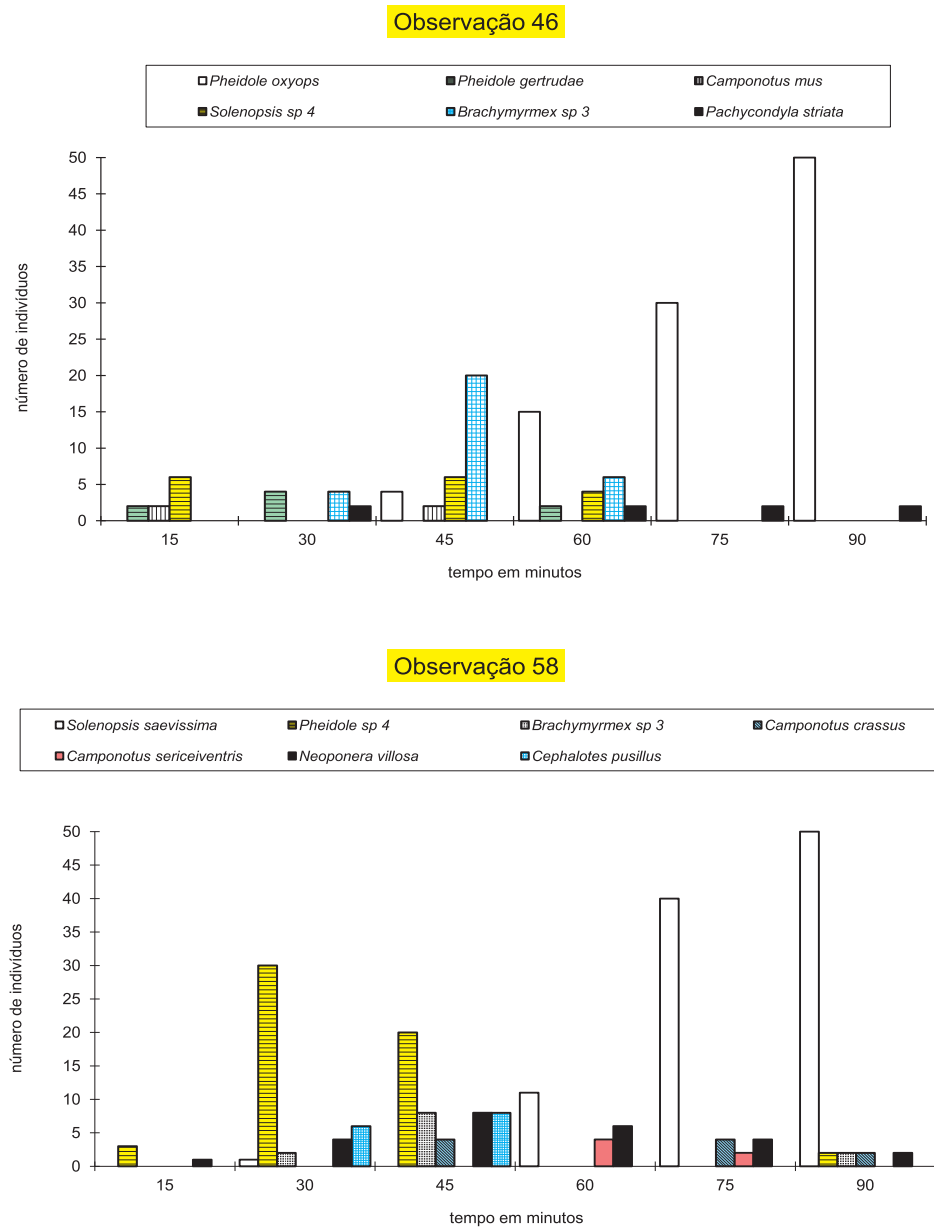
A ordem de chegada das espécies à isca não está necessariamente associada ao seu domínio. A "dominância" de uma fonte alimentar por uma espécie de formiga parece estar associada à distância da fonte ao ninho, ao tamanho da colônia, à estratégia de forrageamento, ao local, época e período de atividade preferencial e principalmente à atratividade do alimento e *status* nutricional em que as colônias das espécies interagentes se encontram no momento.

A constância do recurso influencia sobremaneira o panorama da interação. Foi observado em várias oportunidades o esgotamento da isca carregada aos pedaços ao ninho antes do final do período de observação. Foi muito frequente observar besouros, moscas, lagartas e minhocas, utilizadas como iscas, imediatamente serem transportadas para o ninho por uma operária poneromorfa antes que a isca pudesse ser localizada por outra espécie. É bastante expressiva a preferência das espécies de poneromorfas, que patrulham a superfície do solo, por este tipo de recurso efêmero (curta duração). Gomes et al. 2009 avaliaram a dinâmica de forrageamento de *Ectatomma brunneum*, utilizando dípteros como iscas, e concluíram que diferenças no comportamento observado em condições de campo sugerem uma expressiva flexibilidade de estratégias adotadas, e isto pode variar de acordo com o nível da competição, o tamanho e peso da presa.

A variação da dieta foi observada para a maioria das espécies aqui estudadas, sendo isto comumente observado para formigas Ponerinae, Paraponerinae e Ectatomminae (GIANNOTTI; MACHADO, 1992; EHMER; HÖLLDOBLER, 1996; PIE, 2004; RAIMUNDO et al., 2009; TOFOLO et al., 2011; LIMA; ANTONIALLI-JUNIOR, 2013). Muitas espécies utilizam matéria vegetal, exibem a necrofagia ou executam a caça solitária em diferentes proporções, com o uso de anelídeos e vários artrópodos na dieta como Insecta, Crustacea, Chylopoda, Diplopoda, Arachnida, etc., sendo a dieta também composta por formigas. Medeiros e Oliveira (2009) estudaram o forrageamento de *Pachycondyla striata* e observaram que esta espécie emprega o comportamento de varredura de área de maneira solitária ou em grupo, coletando insetos mortos em mais de 80% da frequência dos registros, a caça solitária (10%), e a associação com outras espécies e o cleptoparasitismo, em 10% dos registros obtidos.

Nossos resultados indicam que o domínio de recursos mais persistentes (média duração) não

é prerrogativa de determinadas espécies comportamentalmente agressivas, mas de espécies que empregam também outras estratégias importantes nesse contexto, como, por exemplo, o recrutamento em massa. As Ponerinae apesar de serem geralmente predadoras agressivas, quase nunca dominaram a isca, possivelmente devido à estratégia individual de forrageamento ou o recrutamento em *tandem running* que empregam; entretanto quase sempre atingiram a fonte alimentar e coletaram alimento, mesmo na presença de outras espécies. O fato de as poneromorfas serem grandes faz com que elas sejam capazes de obter uma quantidade de alimento comparável àquelas espécies pequenas de recrutamento massivo. Quase sempre que confrontadas com espécies que utilizam estratégias de recrutamento massivo nas iscas, as poneromorfas conseguem retirar pedaços relativamente grandes da sardinha e carregá-los ao ninho; é necessário um número bem maior de indivíduos de uma espécie pequena, trabalhando por muito mais tempo, para coletar a mesma quantidade de alimento que indivíduos isolados relativamente maiores carregam; o que praticamente equipara o custo/

FIGURA 14.1 – Dois exemplos da dinâmica de visitação em iscas por *P. striata* e *N. villosa* expostas no solo do Cerrado por 90 minutos, as quais foram dominadas por outras espécies e cuja interação resultou na exclusão parcial ou total da fonte de alimento de outros visitantes.

benefício em relação à quantidade de alimento capturado por espécie.

No apêndice 14.1 fazemos a transcrição resumida de uma observação realizada no Cerrado envolvendo espécies de poneromorfas para que o leitor tenha uma noção da forma como foram registrados os comportamentos em iscas e da dinâmica de visitação das várias espécies que interagiram numa isca.

Nossos resultados nos fazem acreditar que não existe uma condição hierárquica de dominância pré-estabelecida nos tipos de habitats onde foram realizadas as observações; e sim que certas situações favoreçam ora uma espécie ora outra. Para as espécies em que o comportamento de domínio da isca parece estar associado à agressividade, o resultado da interação dependeu de com quais espécies ela interagiu. Por exemplo, algumas espécies agressivas não impediram o fluxo das que frequentavam a porção ventral do papel que continha a sardinha. Na análise por pares de espécies que competem pela sardinha foi verificado que uma delas pode dominar a isca comportamentalmente excluindo ou impedindo o acesso da outra à fonte em uma oportunidade, mas em outra ocasião a situação inversa pode ocorrer, isto é, a que havia dominado age agora como subordinada. Este foi o caso de *Odontomachus chelifer*, que foi excluída por *Camponotus crassus* em uma ocasião, mas a excluiu em outra. Existem casos em que a exclusão de uma espécie ocorreu mais de uma vez na isca e casos em que a dominância foi mudada ao longo do tempo; isto é, uma espécie excluiu outra da isca e dominou totalmente o recurso por um tempo e antes do final da observação também foi excluída por uma terceira.

Em determinadas ocasiões, uma espécie pode aumentar a rapidez com que coleta o alimento, podendo usar a fonte de alimento antes de serem deslocadas por outras mais agressivas ou abundantes. Em várias oportunidades foi registrado o comportamento de espreita, quando uma operária, por exemplo, *Ectatomma permagnum*, fica parada próxima à isca que está colonizada por outra espécie, esperando um momento de aproximação "menos ariscado" para acessar a sardinha.

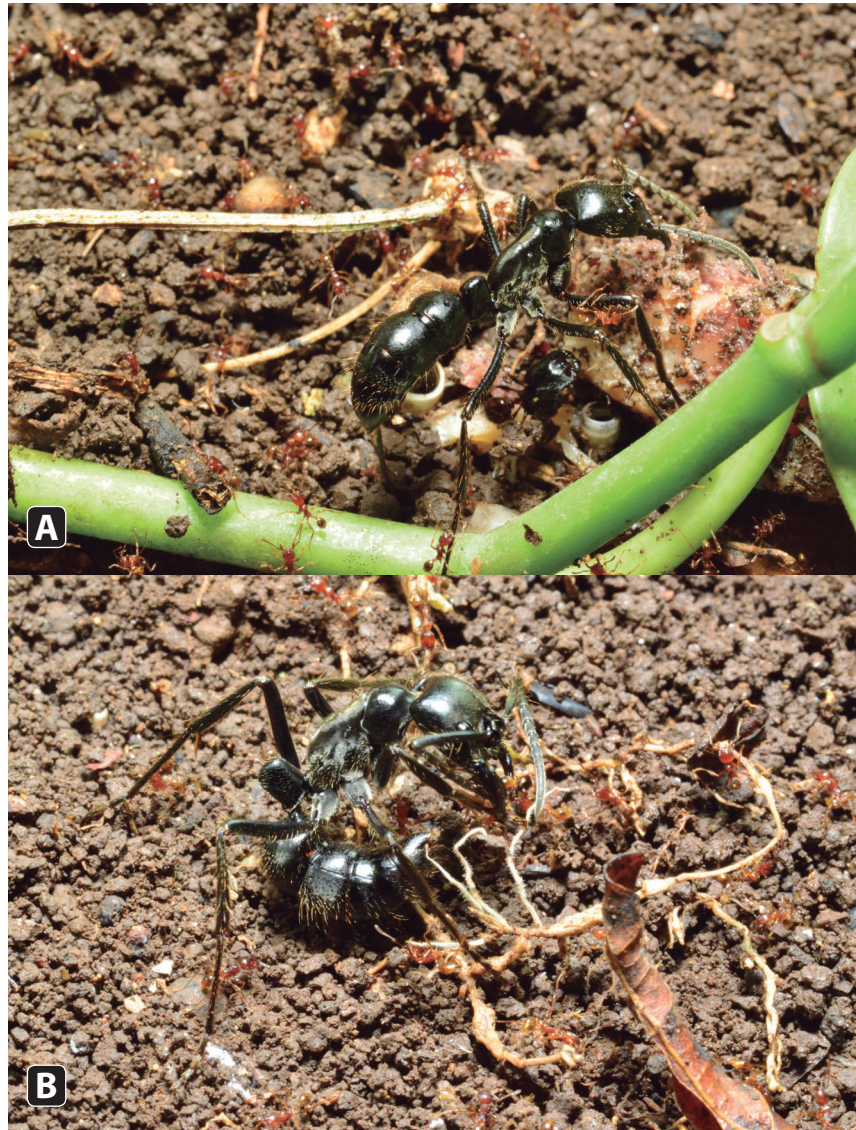
Os registros obtidos indicam que a guilda de predadores grandes de recrutamento solitário ou aos pares (*tandem running*) consegue um sucesso maior na obtenção de alimento, superando os possíveis competidores de recrutamento massivo, que apresentam polimorfismo de castas, quando o recurso pode ser carregado assim que localizado, como um inseto morto ou moribundo. Neste caso, as poneromorfas atuam como oportunistas e assim que encontram um artrópodo morto, o transportam para o ninho, antes das outras espécies o encontrarem; mas se outras espécies o localizaram primeiro vai haver competição se uma poneromorfa também chegar.

Pouquíssimas vezes foram observadas interações entre espécies de poneromorfas nas iscas. Comportamentos ritualizados foram observados entre duas espécies que se encontraram rapidamente sobre a isca, não havendo registro de disputa corpórea efetiva (lutas). Também foi observada uma única vez no Cerrado a agressão (talvez por engano) entre dois espécimes de *Odontomachus bauri*, oriundos da mesma colônia, em meio a vários outros indivíduos de *Crematogaster* que expeliam químicos dobrando o gáster para cima. Após se agredirem, pareceu que os indivíduos perceberam que não se tratava de um inimigo.

Descritivo dos comportamentos observados das espécies de formigas poneromorfas fotografadas em iscas atrativas

Dinoponera australis

Foi observada interagindo com outras espécies em 12 ocasiões. Na maioria dos registros ela foi atraída com insetos parcialmente imobilizados (bicho pau, dípteros, besouros e lagartas de lepidópteros) e minhocas. Agrediu e mordeu algumas operárias de *Solenopsis* sp. quando capturava um tabanídeo morto e as *Solenopsis* tentavam arrastá-lo em grupo. Em iscas de sardinha retiram pedaços mesmo colonizada por outras espécies. Fugir da isca foi o comportamento mais comum observado e a resposta à agressão mais comum foi morder e ferroar. O máximo de indivíduos frequentando a mesma isca foi de quatro operárias, mas porque a isca estava próxima ao ninho; normalmente são visitantes isolados que chegam na isca. Foi excluída em uma ocasião das proximidades da isca quando foi atacada por dezenas de operárias de *Pheidole oxyops* Forel, 1908 que dominavam o recurso alimentar; em outra oportunidade, em colônias monitoradas na RPPN Cara da Onça, interagiu agressivamente com *Pheidole radoszkowskii* Mayr, 1884 e *Pheidole fimbriata* Roger, 1863 tentando ferroar e morder as *Pheidole* (Figura 14.2). Apresentam interação mutualística com *Pheidole dinophila* Wilson, 2003 que também visitam a sardinha e outros recursos quando colocados próximos à entrada do

FIGURA 14.2 (A e B) – *Dinoponera australis* em interação com *Pheidole* na RPPN Cara da Onça, Bodoquena, MS.

ninho. Estão ativas durante o dia, mas a atividade noturna é muito intensa. A abertura do ninho de *D. australis* estudado na Serra da Bodoquena mede 78 mm de largura por 30 mm de altura em média, sendo sempre feito embaixo de pedra de calcário. Foi observado, nesta localidade, um exemplar de *D. australis* transportando um pequeno anfíbio vivo, *Rhinella scitula* (Caramaschi; Niemeyer, 2003) endêmico da região, em comportamento de tanatose. Ao soltar o anfíbio para localizar o ninho, o mesmo escapou da predação com um pulo.

Dinoponera quadriceps

Uma das espécies de formigas encontradas na Caatinga no Nordeste brasileiro nas observações realizadas na Floresta Nacional Contendas do Sincorá (FNCS) no estado da Bahia. Os ninhos encontrados na FNCS são construídos logo abaixo dos troncos de árvores vivas, apresentando uma abertura grande recoberta por pequenos galhos. Em alguns casos, foram observados ninhos com mais de uma abertura próximas uma da outra (menos de um metro). As observações indicam que a competição intraespecífica pelo espaço entre os ninhos pode não ser um fator limitante para essa espécie. Em muitos casos foi possível observar gamergates de até três colônias diferentes de *D. quadriceps* interagindo na mesma isca. Durante as observações feitas na FNCS, alguns indivíduos de *D. quadriceps* mostraram comportamentos agressivos ao encontrarem formigas da mesma espécie de ninhos diferentes

atraídos pelas iscas. Apesar disso, os indivíduos recém-chegados às iscas nunca foram expulsos e nunca sofreram danos ou houve casos de mortes observados entre os indivíduos envolvidos nessas disputas. Quando os encontros ocorriam, as duas operárias de ninhos diferentes agiam de forma ritualizada e se afastavam em direções opostas e, após alguns segundos, retornavam com o mesmo comportamento de forrageio em direção à isca e uma voltava a avançar sobre a outra.

D. quadriceps foi observada interagindo com diversas outras espécies de formigas coexistentes na FNCS. As principais espécies de formigas atraídas pelas iscas de sardinha foram: *Camponotus atriceps* (Smith, F., 1858), *Dorymyrmex pyramicus* (Roger, 1863), *Eciton quadriglume* (Haliday, 1836), *Ectatomma edentatum* Roger, 1863, *Labidus coecus* (Latreille, 1802), *Neivamyrmex pilosus* (Smith, F., 1858), *Odontomachus bauri* Emery, 1892, *Pheidole flavens* Roger 1863, *Pheidole obscurithorax* Naves 1985, *Pheidole triconstricta* Forel, 1886, *Forelius* sp., *Camponotus blandus* (Smith, F., 1858), *Camponotus melanoticus* Emery, 1894, *Camponotus senex* (Smith, F., 1858) e *Camponotus vittatus* Forel, 1904. Mesmo diante de espécies agressivas que dominam completamente as iscas, a *D. quadriceps* não se intimidam e nunca são permanentemente excluídas da fonte de alimento (Figura 14.3).

Durante o estudo foi possível observar indivíduos de *D. quadriceps* andando por cima de uma grande quantidade de indivíduos da espécie *Labidus coecus* até chegar à isca e conseguir retirar parte do recurso disponível, sem serem impedidos, mesmo diante de tantas ferroadas e mordidas desferidas pelas operárias de *L. coecus* (Figura 14.4).

Em cada observação feita com as iscas atrativas foi possível contabilizar uma média de três a quatro formigas por ninho forrageando nas iscas. De 31 observações realizadas nesta área esta espécie visitou 18 delas e foram contabilizados 87 ninhos de *D. quadriceps* envolvidos nas iscas. Apesar de Araújo; Rodrigues (2006) mostrarem que o forrageio de *Dinoponera quadriceps* é sempre individual, não ocorrendo recrutamento em nenhuma ocasião, foi registrado em Contendas do Sincorá até quatro indivíduos da mesma colônia

FIGURA 14.3 – *Dinoponera quadriceps* interagindo com *Camponotus vittatus* na Caatinga da Flona Contendas do Sincorá-Bahia.

FIGURA 14.4 – *Dinoponera quadriceps* e *Labidus coecus* na Caatinga da Flona Contendas do Sincorá- Bahia.

FIGURA 14.5 – *Paraponera clavata* predando um Orthoptera no chão de uma área de Cerrado em Mato Grosso do Sul.

forrageando na mesma isca, ao mesmo tempo, o que pode caracterizar algum tipo de recrutamento.

O tempo médio para as *Dinoponera* localizarem as iscas na Caatinga foi longo (38 minutos).

Paraponera clavata

Foi observada no campus da UFMS, Campo Grande, MS e em outras observações esporádicas no Pantanal (Serra do Amolar). Os ninhos populosos são construídos no pé da árvore e a espécie tem comportamento agressivo. Foi observada quatro vezes e, em uma delas, dominou a isca de sardinha, sendo agressiva; e em outra oportunidade, foram visitantes exclusivos da isca de mel na vegetação. Na entrada do ninho foi observado que as *Paraponera* coletam uma grande quantidade de itens vegetais como pequenos gravetos, flores e pequenos frutos secos. Em uma isca feita com um gafanhoto imobilizado, as *Paraponera* recrutaram vários indivíduos e picotavam o gafanhoto no momento em que foram atacadas por *Pheidole gertrudae* Forel, 1886. Registramos várias mordidas das

Pheidole nas antenas e pernas das *Paraponera* e várias respostas à agressão foram observadas, principalmente o comportamento de agitar as pernas tentando expulsar as *Pheidole*, mas mesmo assim não abandonaram o gafanhoto e o transportaram aos pedaços para o ninho, sendo seguidas até a porta do ninho por operárias de *P. gertrudae* (Figuras 14.5 e 14.6).

Ectatomma brunneum

Foi observada cinco vezes e não dominou a isca em nenhuma oportunidade. Apresentou muita dificuldade em obter o recurso quando a isca já estava colonizada por outra espécie, mesmo apresentando muita agressividade e recrutando várias outras operárias do ninho. Chegou a matar duas operárias de *Solenopsis invicta* Buren, 1972 em uma isca de sardinha como resposta à agressão, mas acabou deixando a isca e evitando a interação. Em várias oportunidades foi observada patrulhando solitariamente a superfície do solo e foram as primeiras das poneromorfas a encontrar insetos como iscas (Figura 14.7), pois possuem normalmente uma densidade de ninhos grande no Cerrado. Têm preferência em patrulhar áreas abertas.

FIGURA 14.6 – *Paraponera clavata* interagindo agressivamente com *Pheidole gertrudae* (operárias pequenas) no solo do Cerrado em Mato Grosso do Sul ao predar o Orthoptera mostrado na figura 14.5.

FIGURA 14.7 – *Ectatomma brunneum* transportando gafanhoto utilizado como isca atrativa no solo da RPPN Cara da Onça, Mato Grosso do Sul

Ectatomma edentatum

Apresentou comportamento parecido com *E. permagnum*. Sua distância média percorrida da isca ao ninho foi calculada na Caatinga (3,2 m), com uma velocidade média calculada de 0,6 cm/s, porém o tempo médio para localizar as iscas foi longo (23 minutos). Frequentou a mesma isca que *Dinoponera quadriceps*, mas não ao mesmo tempo.

Não dominou a isca em nenhuma oportunidade e foi impedida de acessar a sardinha em duas observações no Cerrado. É uma espécie com alta frequência de visitação a iscas, mas com abundância sempre baixa (Figura 14.8).

Mayaponera constricta

Foi registrada duas vezes em iscas na Serra da Bodoquena (Figura 14.14). Na primeira vez, evitou a interação agressiva com outras espécies presentes na isca, ficando na borda do papel e esperando o melhor momento para entrar na arena, coletar um pedaço de sardinha e se afastar rapidamente. Uma minhoca morta foi primeiramente atacada por único exemplar de *Mayaponera constricta* (Figura 14.9), sendo que a abandonou e algum tempo depois (sete minutos), *D. australis* levou este alimento para o ninho.

Neoponera apicalis

Foi observada em campo somente em duas oportunidades, com um comportamento oportunista na obtenção de recursos de curta duração como um inseto morto (Figuras 14.10 e 14.11), mas não foi observada interagindo agressivamente com outra espécie. Visitou uma única isca, onde retirou um pedaço da sardinha e saiu rapidamente.

Neoponera villosa

Tem o hábito de forragear solitariamente no solo e na vegetação com recrutamento do tipo *tandem running* (Figuras 14.12 e 14.13). Foi registrada em quatro oportunidades tentando chegar à isca de sardinha já dominada por outras espécies. Foi agredida e excluída da isca em duas oportunidades por *Solenopsis saevissima* e por *Dorymyrmex* sp. que empregou defesa química. Nas observações na Serra da Bodoquena, os indivíduos desciam da árvore para chegar à isca no solo. A maior atividade desta espécie observada foi ao anoitecer.

Neoponera obscuricornis

Foi observada em 15 ocasiões, nunca dominou a isca, principalmente por apresentar um fluxo esparso de visitantes; geralmente chegavam sozinhas à isca e praticamente "roubavam" um pedaço de sardinha; poucas vezes foi impedida de atingir o alimento, sendo excluída apenas em duas oportunidades por *Camponotus rufipes* e *Solenopsis saevissima*; nestas oportunidades, as espécies agrediram com mordidas as operárias de *N. obscuricornis* que tentavam chegar à fonte de alimento.

FIGURA 14.8 – *Ectatomma edentatum* indo em direção à isca na Flona Contendas do Sincorá, BA

FIGURA 14.9 – *Mayaponera constricta* arrastando um anelídeo na Serra da Bodoquena, MS.

FIGURA 14.10 – *Neoponera apicalis* carregando um Vespidae na Mata Atlântica da Bahia.

FIGURA 14.11 – *Neoponera apicalis* carregando um cupim na Mata Atlântica da Bahia.

FIGURA 14.12 – *Neoponera villosa* em comportamento de *tandem running* no Cerrado de Mato Grosso do Sul.

FIGURA 14.13 – *Neoponera villlosa* transportando fragmento vegetal na Mata Atlântica da Bahia.

FIGURA 14.14 – *Mayaponera constricta* na entrada do ninho na RPPN Cara da Onça, Serra da Bodoquena, MS.

Odontomachus haematodus

Foi agressiva em duas oportunidades das quais interagiu com outras espécies; chegando a dominar um lambari que foi colocado próximo à entrada do ninho, mordendo e excluindo operárias de *Forelius* (Figura 14.15). Vários indivíduos tentaram arrastar o lambari para o ninho e depois de um longo tempo de tentativas abandonaram a isca, que já estava sendo visitada por vários outros insetos.

Em uma isca de sardinha, *O. haematodus* interagiu agressivamente com *Pheidole* sp. matando vários indivíduos com as mandíbulas na tentativa de expulsá-los da sardinha, mas o recrutamento das *Pheidole* foi intenso e várias operárias maiores atacavam as *Odontomachus* que eram impedidas de continuarem na isca, mas permaneciam próximas sem desistir; conseguindo ter acesso em alguns momentos apenas pela parte de baixo do papel. A diferença notada do comportamento desta espécie em relação à maioria das poneromorfas observadas é que ela tenta dominar o recurso, não se "contentando" em retirar pedaços e levar ao ninho.

Considerações finais sobre as interações observadas

As espécies epigeicas de Ponerinae, Ectatomminae e Paraponerinae parecem estabelecer nitidamente seus territórios, reconhecendo os seus inimigos que estão no mesmo espaço morfofuncional, desta forma evitando o contato e a disputa na fonte de alimento, ou seja, reconhecem o seu "inimigo íntimo".

FIGURA 14.15 (A e B) – *Odontomachus haematodus* forrageando num cadáver de lambari e interagindo com moscas e com *Forelius* sp. na RPPN Cara da Onça, Serra da Bodoquena, MS

Nossas observações, mesmo com um alto grau de antropomorfismo, focadas em formigas poneromorfas, indicam que as interações competitivas ocorrem com frequência em iscas atrativas e que muitas vezes a fonte de alimento é dominada por espécies que possuem uma estratégia de recrutamento massivo dos clados Myrmicinae, Formicinae, Dolichoderinae e Dorylinae; contudo esta dominância não impede que as formigas poneromorfas tenham acesso ao recurso, dependendo da qualidade e quantidade disponível e da persistência deste recurso na área de forrageamento da espécie.

A diversificação na dieta das formigas poneromorfas induz à sobreposição de nicho, o que, em ambientes tropicais com alta heterogeneidade espacial, permite a coexistência de diferentes estratégias de compartilhamento de recursos.

A maioria dos Poneroides de forrageamento solitário evitam interações agonísticas, com exceção de algumas espécies que realizam forrageamento em grupo (*O. bauri*, *O. haematodum, Ectatomma brunneum*) que são capazes de despender bastante tempo em conflitos com outras espécies.

De uma forma geral, as poneromorfas não excluem e nem são excluídas permanentemente da fonte de alimento, não são forrageadores exclusivos de um determinado território e sobrepõem seus nichos espaciais e tróficos com espécies de outras guildas.

Concluímos que em ambientes tropicais não existe uma pré-estabelecida hierarquia de dominância, como reportada em outros ambientes; e que um número muito grande de variáveis ecológicas, fisiológicas e espaciais está influenciando as interações competitivas interespecíficas envolvendo formigas poneromorfas.

Agradecimentos

Agradecemos aos editores deste volume pelo convite para contribuirmos com este capítulo. Agradecemos aos proprietários da RPPN Cara da Onça, da Fazenda Santa Carlota, Cajuru- SP e aos núcleos Estação Ecológica Jataí, Luis Antônio- SP e Flona Contendas do Sincorá, Bahia. Tivemos apoio da FAPESP, CAPES, CNPq, ICMBio e do Programa Pronex CNPq/Fapesb. Agradecemos também o apoio do grupo de pesquisa do Hecolab "Ejército de Liberación de la naturaleza".

APÊNDICE 14.1 – Transcrição de um protocolo de observação realizado com isca de sardinha no Cerrado, com registros de comportamento da espécie *Odontomachus chelifer* feitos no campo, para ilustrar uma das formas de obtenção das informações e a dinâmica da disputa pelo recurso nas interações interespecíficas.

Observação número 33
Local: Cerrado de Cajuru
Horário: 10:15h
Tempo: 90 minutos

"....Após 7 minutos de exposição da isca de sardinha uma *Odontomachus* enorme marron brilhante chega lentamente pelo lado oeste da isca, já colonizada por uma *Pheidole* escura. Ela toca as antenas na sardinha, depois limpa a antena com as pernas anteriores, coleta um pedaço pequeno de sardinha e sai bem devagar pelo mesmo lado que entrou. Neste momento outra *Pheidole* pequenininha, recrutando outras operárias, entra por baixo do papel.....(10:46h) A *Odontomachus* se aproxima da isca novamente, as operárias de *Pheidole* percebem a sua presença e tentam atacá-la, mas ela não foge e responde às agressões avançando sobre as *Pheidole*. A *Odontomachus* coletou um pedaço de sardinha bem grande desta vez e voltou para o ninho e as *Pheidole* (mais ou menos 20 indivíduos presentes na isca) não conseguiram impedi-la.... (11:00h) A *Odontomachus* se aproxima novamente, mas desta vez foi interceptada no folhiço já pelas inúmeras *Pheidole* que chegavam na isca. Uma *Camponotus* preta sobe no papel neste momento, houve muitos encontros e agressões até desistir e sair da isca....(11:02h) A *Camponotus* sobe na isca retira um pedaço e sai rapidamente, enquanto a *Odontomachus* é impedida de chegar na sardinha novamente....As *Pheidole* pequenininhas aumentam o seu fluxo por debaixo da isca e formam uma trilha bem definida de forrageamento com dezenas de operárias.... (11:05h) A *Odontomachus* se encontra com a *Camponotus* sobre a isca e ambas se agridem, cada uma saindo para um lado. Uma outra *Odontomachus* (*O. bauri*) chega pelo lado norte da isca, chegou a pegar um pedaço da sardinha mas foi atacada pelas *Pheidole*, deixando o pedaço e fugindo da isca, mas ainda permanecendo por perto observando a movimentação... (11:19h) Uma operária de saúva sobe na isca pelo lado Norte e não é agredida pelas *Pheidole*...duas *Odontomachus* estão próximas da isca tentando achar uma forma de ter acesso a sardinha...(11:22h) A *Odontomachus* marrom grande (*chelifer*) consegue retirar um pedaço bastante grande de sardinha e sair sem sofrer ataques....(11:27h) A saúva agora levou uma mordida na perna de um *Pheidole* enquanto tentava arrancar um pedaço do papel higiênico que está a sardinha, deixou a isca sem levar nada.... (11:41h) Uma *Cephalotes* sobe na isca e foi atacada imediatamente, um soldado de *Atta* também é atacado pelas *Pheidole*, mas decide avançar sobre as *Pheidole* que se espalham na isca. A *Atta* fica em posição levantada como se tivesse percebido que haveria briga....neste momento uma vespa *Myschocyttarus* pousa na isca e espanta várias operárias. Ao final do período de observação as formigas foram capturadas para posterior identificação. Sete espécies interagiram nesta isca sendo na seguinte ordem de visitação: *Pheidole oxyops* (dominou a porção superior da isca), *Odontomachus chelifer*, *Pheidole* sp. 7 (dominou a porção ventral da isca), *Camponotus* (*Myrmaphaenus*) sp.1, *Odontomachus bauri*, *Camponotus* sp. 2, *Atta sexdens rubropilosa* e *Cephalotes pusillus*.

REFERÊNCIAS

ANDERSEN A.N. 1986. Patterns of ant communities organization in mesic southeastern Australia. **Australian Journal of Ecology**, 3: 87- 97.

ARAÚJO A.; ZENILDE Z. 2006. Foraging behavior of the queenless ant *Dinoponera quadriceps* Santschi (Hymenoptera: Formicidae). **Neotropical Entomology**, 35(2):159-164.

BERNSTEIN R.A. 1975. Foraging strategies of ants in response to variable food density. **Ecology**, 56: 213-219.

BRANDÃO C.R.F, SILVESTRE R.; REIS-MENEZES A. A Influência das interações comportamentais entre espécies de formigas em levantamentos faunísticos em comunidades de Cerrado. **Ecologia e Comportamento de Insetos. Oecologia australis**, vol. 8. Disponível em http://www.oecologiaaustralis.org/ojs/index.php/oa/issue/view/8.

BREED M.D., FEWELL J.H., MOORE A.J.; WILLIAMS K.R. 1987. Graded recruitment in a ponerine ant. **Behaviour Ecology and Sociobiology**, 20: 407-411.

DOBZHANSK T. 1950. Evolution in the Tropics. **American Scientist**, 38: 209-221.

EDELSTEIN-KESHET L., WATMOUGH J.; ERMENTROUT G.B. 1995. Trail following in ants: individual properties determine population behaviour. **Behaviour Ecology and Sociobiology**, 36:119 133.

EHMER B.; HÖLLDOBLER B. 1996. Foraging behavior of *Odontomachus bauri* on Barro Colorado Island, Panama. *Psyche*, 102: 215-224.

FEWELL J.H., HARRISON J.F., LIGHTON J.R.B.; BREED M.D. 1996. Foraging energetics of the ant *Paraponera clavata.* **Oecologia**, 105: 419-427.

GIANNOTTI E.; MACHADO V.L.L. 1992. Notes on the foraging of two species of ponerine ants: food resources and daily hunting activities (Hymenoptera, Formicidae). **Bioikos**, 6: 7–17.

GOMES L., DESUÓ I. C., GOMES G.; GIANNOTTI E. 2009. Behavior of *Ectatomma brunneum* (Formicidae: Ectatomminae) preying on dipterans in field conditions. **Sociobiology**, 53(3): 913-926.

GREENSLADE P.J.M. 1982. **Competition and Community Organization in an Australian Ant Fauna**. The biology of social insects. Proc. 9th Congr. IUSSI. M. D. Breed, C. D. Michener and H. E. Evans. Boulder, Westview Press: 65p.

GUÉNARD B.; SILVERMAN J. 2011. Tandem carrying, a new foraging strategy in ants: description, function, and adaptive significance relative to other described foraging strategies. **Naturwissenschaften**, 98(8): 651-659.

HAGEN K.S., DABB R.H.; REESE J. 1984. The food of insects. In: Huffaker C.B.; Rabb R.L. (eds.) **Ecological Entomology**. New York, John Wiley and Sons, p. 79-112.

HÖLLDOBLER B. 1987. Communication and competition in ant communities. In S. Kawano, J.H. Connel; T. Hidaka (eds.), **Evolution and Coadaptation in Biotic Communities**. Tokyo University Press, p. 95-124.

HÖLLDOBLER B.; WILSON E.O. 1990. **The Ants.** Cambridge, Belknap/Harvard University Press. 732p.

HUNT J.H. 1974. Temporal activity patterns in two competing ant species (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche**, 8(2): 237-242.

LEVINGS S.C. 1983. Seazonal, annual and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest. **Ecological Monographs**, 53(4): 435-455.

LEVINGS S.C.; TRANIELLO J.F.A. 1981. Territoriality, nest dispersion, and community structure in ants. **Psyche**, 88: 265-319.

LIMA L.D.; ANTONIALLI-JUNIOR W. 2013. Foraging strategies of the ant *Ectatomma vizottoi* (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, 57(4): 392–396.

MEDEIROS F.N.S.; OLIVEIRA P.S. 2009. Season-dependent foraging patterns. Case study of a Neotropical forest-dwelling ant (*Pachycondyla striata*, Ponerinae). In: Stefan Jarau; Michael Hrncir (eds.). **Food Exploitation by Social Insects: Ecological, Behavioral, and Theoretical Approaches**. Boca Raton: Taylor; Francis Group, p. 81-95.

MOUTINHO P.R.S. 1991. Note on foraging activity and diet of two *Pheidole* Westwood species (Hymenopotera: Formicidae) in an area of "shrub canga" vegetation in Amazonian Brazil. **Revista Brasileira de Biologia**, 51(2): 403-406.

MORRISON L.W. 2000. Mechanisms of interspecific competition among an invasive and two native fire ants. **Oikos**, 90: 238–252.

OVERAL, W.L. 1986. Recrutamento e divisão de trabalho em colônias naturais da formiga Ectatomma quadridens (Fabr.) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia**, 2: 113-135.

PASSERA L.; ARON S. 2006. **Les Fourmis: Comportement, Organisation Sociale et Évolution**. CNRC-NRC press. Ottawa. 480p.

PETAL J. 1978. The role of ants in ecosystems. In: Brian, M. V. (ed.) **Production Ecology of Ants and Termites**. Cambridge, Cambridge Univ. Press 409 p.

PIE M.R. 2004. Foraging ecology and behaviour of the ponerine ant *Ectatomma opaciventre* Roger in a Brazilian savannah. **Journal of Natural History**, 38: 717-729.

RAIMUNDO R.L.G., FREITAS A.V.L.; OLIVEIRA P.S. 2009. Seasonal patterns in activity rhythm and foraging ecology in the Neotropical forest-dwelling ant, *Odontomachus chelifer* (Formicidae: Ponerinae). **Annals of the Entomological Society of America**, 102(6): 1151-1157.

SILVESTRE R. 1995. **Levantamento da Fauna de Formigas de uma Mancha de Cerrado no Estado de São Paulo e Observações Sobre a Dinâmica de Visitação às Iscas.** Ribeirão Preto, SP. FFCL-USP. 141 p. (Dissertação de Mestrado).

TORRES J.A. 1984. Niches and coexistence of ant communities in Puerto Rico: repeated patterns. **Biotropica**, 16(4): 284-295.

TOFOLO V.C., GIANNOTTI E., MOLEIRO H.R.; SIMÕES M.R. 2011. Diet and spatial pattern of foraging in *Ectatomma opaciventre* (Hymenoptera: Formicidae) in an anthropic area **Sociobiology**, 58(3): 607-619.

TRANIELLO J.F.A. 1989. Foraging strategies of ants. **Annual Review of Entomology**, 34: 191-210.

ZINCK L., HORA R.R., CHÂLINE N.; JAISSON P. 2008. Low intraspecific aggression level in the polydomous and facultative polygynous ant *Ectatomma tuberculatum*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, 126: 211–216.

15

Comunicação e comportamento de formigas poneromorfas

Nicolas Châline, Ronara Souza Ferreira, Boris Yagound,
Janiele Pereira Silva, Stéphane Chameron

Resumo

A compreensão dos mecanismos complexos subjacentes à evolução do comportamento social é uma questão fundamental em Etologia. A teoria de aptidão inclusiva permite previsões precisas sobre a ocorrência de conflitos e cooperação em grupos sociais, mas, em um nível proximal, vários mecanismos evoluíram em resposta a essas pressões evolutivas. As decisões comportamentais individuais na base do fenótipo social desempenham um papel importante – embora muito negligenciado – na regulação da vida social e são muitas vezes baseadas em sistemas de comunicação e reconhecimento sofisticados. Além disso, muito pouco é conhecido atualmente sobre os fatores proximais e últimos responsáveis pela diversificação das decisões comportamentais que dependem dos traços de ecologia e da história de vida da espécie social e surgem como resposta às pressões de seleção multi-nível. Estudos comparativos são, portanto, cruciais para decifrar a influência do comportamento na formação, manutenção e modificação de grupos sociais.

Neste capítulo, nós apresentamos o papel do comportamento e dos sistemas de comunicação na organização das sociedades de insetos, com foco nas formigas poneromorfas brasileiras. Essas formigas, consideradas portadoras de traços principalmente "ancestrais" em relação à estrutura da colônia e à organização social, na realidade, apresentam uma grande diversidade de estratégias comportamentais e sistemas de comunicação, e são, portanto, um sistema modelo particularmente relevante para investigar a influência recíproca desses fatores na evolução do comportamento social. Aqui, focamos em três aspectos interligados. Os mecanismos de tomada de decisão subjacentes ao reconhecimento das companheiras do ninho permitem explorar o modelo de limiar ótimo de tolerância de Reeve e como os três componentes dos processos de reconhecimento (expressão, percepção e ação) podem todos ser modulados de acordo com os custos de aceitação/rejeição, salientando a importância dos processos cognitivos, como aprendizagem e decisão dependente do contexto. Em seguida, exploramos os sistemas de comunicação envolvidos na regulação dos conflitos reprodutivos e apresentamos evidências experimentais de que os processos de reconhecimento não precisam ser complexos, a fim de obter uma regulação precisa e adaptativa da reprodução individual. Fechamos o capítulo, dando um exemplo de como a ligação entre os sistemas de comunica-

CHÂLINE, Nicolas; FERREIRA, Ronara Souza; YAGOUND, Boris; SILVA, Janiele Pereira; CHAMERON, Stéphane. Comunicação e comportamento de formigas poneromorfas. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 203-236.

ção e a diversidade de espécies pode ser útil para os taxonomistas integrativos.

Apresentamos as características consistentes que identificam as pressões de seleção atuantes no estabelecimento de comportamentos sociais e seus sistemas de comunicação associados. Isto é particularmente verdadeiro para o equilíbrio entre os custos e benefícios envolvidos na expressão de cada estratégia comportamental e a economia em seus processos cognitivos. Sugerimos que a interação entre pressões ecológicas, comportamento e sistemas de comunicação pode levar ao aparecimento de fenótipos sociais diversificados dentro de clados filogeneticamente relacionados. Estudos integrativos mais aprofundados parecem necessários para compreender se a variabilidade nesses fenótipos sociais é afetada pela evolução de processos cognitivos específicos, ou pela modulação de mecanismos mais gerais, envolvendo sinais particulares e/ou a modificação de limiares de resposta e níveis de motivação.

Às vezes considerado como estereotipado, o comportamento das formigas, na verdade, mostra mais e mais sutilezas em sua expressão de acordo com o contexto a experiência individual. Modificações variáveis nessa flexibilidade poderiam então permitir a seleção e a expressão de comportamentos adaptativos em resposta a pressões ecológicas e restrições de história de vida em determinados contextos, como as competições intra e interespecíficas, a exploração de recursos e a reprodução. O conhecimento acumulado na taxonomia, no comportamento e nos sistemas de comunicação das poneromorfas agora abrem caminho para estudos comparativos ligando ecologia e filogenia na compreensão da evolução dos comportamentos sociais. Abordagens complementares, combinando causas proximais, ontogenia, função adaptativa e filogenia do comportamento se fazem particularmente necessárias, a fim de compreender inteiramente toda a complexidade dos processos de comunicação.

Abstract

Communication and behaviour in poneromorph ants - Understanding the complex mechanisms underlying the evolution of social behaviour is a fundamental question in ethology. Inclusive fitness theory allows precise predictions on the occurrence of both cooperation and conflicts in social groups, but at a proximal level various mechanisms have evolved in response to these evolutionary pressures. Individual behavioural decisions at the basis of the social phenotype play a major, though much neglected, role in the regulation of social life, and are often based on sophisticated communication and recognition systems. Furthermore, very little is currently known concerning the proximate and ultimate factors responsible for the diversification of behavioural decisions depending on the ecology and life-history traits of social species, and as a response to multi-level selection pressures. Comparative studies are thus crucial to decipher the influence of behaviour in the formation, maintenance and modification of social groups.

In this chapter we present the role of behaviour and communication systems in the organization of insect societies, with a focus on Brazilian poneromorph ants. These ants, thought to harbour mainly "ancestral" traits relative to colony structure and social organization, do in fact exhibit a great diversity of behavioural strategies and communication systems, and therefore are a particularly relevant model system to investigate the reciprocal influences of these factors in the evolution of social behaviour. Here, we focus on three inter-connected aspects. The decision-making mechanisms underlying nestmate recognition allows us to explore Reeve's model of optimal tolerance threshold and how the three components of recognition processes (expression, perception, action) can all be modulated according to the costs of acceptance/rejection, stressing the importance of cognitive processes such as learning and context dependent decision. We then explore the communication systems involved in the regulation of reproductive conflicts and present experimental evidence that recognition processes need not be complex in order to obtain a precise and adaptive regulation of individual reproduction. We close the chapter by giving an example of how the link between communication systems and species diversity can be useful for integrative taxonomists.

We present the consistent features characterizing the selective pressures at work in the set-up of social behaviours and their associated communication systems. This is particularly true for the balance between costs and benefits involved in the expression of each behavioural strategy, and the economy in their cognitive processes. We suggest that the interaction between ecological pressures, behaviour and communication systems can lead to the appearance of diversified social phenotypes within phylogenetically related clades. Deeper integrative studies appears necessary to understand if the variability in social phenotypes is affected by the evolution of specific cognitive processes, or by the modulation of more general mechanisms involving particular signals and/or the modification of response thresholds and motivation levels.

Sometimes considered as stereotypical, ants' behaviour in fact shows more and more subtleties in its expression according to the context and individual experience. Diverse modifications in this flexibility could then allow the selection and expression of adaptive behaviours in response to ecological pressures and life-history constraints in contexts such as inter- and intraspecific competition, resource exploitation, and reproduction. The accumulated knowledge in the poneromorphs' taxonomy, behaviour and communication systems now pave the way to comparative studies linking ecology and phylogeny in the understanding of the evolution of social behaviours. Complementary approaches combining proximate causes, ontogeny, adaptive function and phylogeny of behaviour are particularly needed to fully grasp the complexity of communication processes.

1 Introdução

A evolução da cooperação, e em particular do altruísmo reprodutivo, é um objeto fundamental de estudo da biologia evolutiva e comportamental. Com efeito, o custo às vezes elevado desta cooperação, que pode incluir até o sacrifício de indivíduos, implica a existência de benefícios adaptativos líquidos que compensam a perda da aptidão direta (*fitness* em inglês), definida como o número de descendentes férteis produzidos por um indivíduo para a geração seguinte. A teoria da aptidão inclusiva (*inclusive fitness*) (HAMILTON, 1964) continua a ser hoje o melhor quadro explicativo para entender a evolução do altruísmo reprodutivo (WEST et al., 2007). Um ato altruísta é uma interação em que o doador sofre um custo, enquanto o receptor recebe um benefício. A teoria de Hamilton, mais conhecida como regra de Hamilton, notável na sua simplicidade, dispõe que o comportamento altruísta pode persistir em uma população se, e somente se, os custos resultantes deste comportamento forem menores do que o benefício para o receptor, ponderado com o parentesco entre os indivíduos em questão (HAMILTON, 1964). Quanto mais dois indivíduos forem aparentados, mais o comportamento altruísta é susceptível de ser mantido a altos custos.

Essa regra permite explicar o paradoxo evolutivo da infertilidade funcional (altruísmo reprodutivo) das operárias, geralmente observada em sociedades de insetos cujo parentesco entre os indivíduos é, na maioria das vezes, elevado. Ela propicia um grande número de predições testáveis em organismos sociais, decorrentes principalmente das diferenças no grau de parentesco entre os membros do grupo (RATNIEKS et al., 2006). No entanto, é importante ter em mente que o parentesco não é a única variável da inequação, uma vez que também é necessário levar em consideração o custo/benefício de diferentes estratégias. É possível existir cooperação entre pouco aparentados em uma situação em que os custos são baixos e os benefícios altos. Por exemplo, em *Ectatomma tuberculatum* as colônias de um mesmo local mostram uma alta tolerância através da troca de operárias entre ninhos, o que parece permitir a sua persistência como espécie dominante no mosaico das espécies arbóreas da Mata Atlântica (ZINCK et al., 2007; cf. seção 2).

Portanto, o altruísmo não necessariamente implica custos elevados e às vezes pode trazer enormes lucros para o indivíduo por meio do sucesso do grupo social. Na verdade, é frequente as características do grupo excederem as individuais, tanto em termos de complexidade comportamental quanto em aptidão da soma de suas partes, em

particular por causa das propriedades emergentes e da sinergia dos comportamentos individuais (DETRAIN; DENEUBOURG, 2006). Os himenópteros sociais, incluindo abelhas, vespas e formigas, são exemplos notáveis de que o seu sucesso ecológico global é, certamente, um resultado da complexidade dos comportamentos apresentam, que expressam, como a divisão elaborada do trabalho, que permite a otimização da utilização dos recursos (OSTER; WILSON, 1978).

Por outro lado, apesar de um parentesco alto, podem ocorrer conflitos e o egoísmo, este definido como uma interação na qual apenas o ator recebe o lucro, e manteria no grupo se os benefícios fossem muito elevados (RATNIEKS et al., 2006). Incluem, por exemplo, os duelos fratricídios entre jovens rainhas virgens de abelhas, pois todas elas entram em conflitos fatais para garantir a sua própria sucessão no lugar de sua mãe à frente da colônia (VISSCHER, 1993). Nas poneromorfas, o baixo dimorfismo entre operárias e rainha, e a ausência da casta real em algumas espécies, implica um forte potencial reprodutivo das operárias. Essa fertilidade elevada, combinada com as assimetrias de parentesco nas colônias em razão da reprodução na maioria das vezes não clonal, leva à existência de potenciais conflitos entre os membros dos grupos para a reprodução (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; PEETERS, 1997; WILSON; HÖLLDOBLER, 2005). Em espécies sem rainha do gênero *Dinoponera*, por exemplo, cada operária tem potencial para acasalar e se reproduzir, mas a reprodução é praticamente monopolizada pela reprodutora principal chamada gamergate (MONNIN; PEETERS, 1988, 1999). Portanto, as operárias entram em conflito para assumir o lugar de gamergate, pois serão mais aparentadas aos seus descendentes do que a suas irmãs (MONNIN; RATNIEKS, 1999; cf. seção 3).

Compreender os mecanismos complexos que regem as decisões comportamentais dos indivíduos que formam os grupos sociais é um dos desafios da Etologia. De fato, os conflitos potenciais previstos pela teoria raramente são expressos, pois parece que os grupos sociais possuem mecanismos de regulação baseados em formas eficazes de avaliar as informações disponíveis, a fim de emitir comportamentos adaptados. A família Formicidae constitui um bom modelo de estudo sobre a manutenção da cooperação, em virtude da diversidade das estruturas das colônias e estratégias de reprodução, visto que em cada colônia coabitam indivíduos apresentando diferentes graus de parentesco, e cujos interesses próprios podem divergir do interesse coletivo. Por causa de sua diversidade, as formigas constituem não somente um elemento importante do funcionamento dos ecossistemas (PHILPOTT; ARMBRECHT, 2006), mas também um importante recurso ecológico e um modelo ideal para o estudo da competição intra e interespecífica.

Diversos mecanismos de tomada de decisões comportamentais, que evoluíram em resposta às pressões de seleção em diferentes níveis (comunidade, população, colônia, indivíduo), ainda são pouco conhecidos, em especial o grau de diversificação com base na história de vida e ecologia das espécies. De fato, em espécies sociais podem ser observados sistemas de comunicação e de reconhecimento elaborados. O padrão geral dos sistemas de comunicação baseia-se na existência de um par transmissor(es)/receptor(es), tendo uma interação de valor informativo. No entanto, uma simples transferência de informações não é suficiente para definir uma comunicação, havendo a necessidade de incluir uma resposta imediata ou atrasada por parte do receptor (MCFARLAND, 2001). Como a maioria dos insetos, as formigas podem usar muitos canais de comunicação: químico, visual, tátil e acústico (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; VIRANT-DOBERLET; COKL, 2004). Contudo, a principal modalidade utilizada pelas formigas é certamente a química (BILLEN, 2006; MONNIN, 2006; LE CONTE; HEFETZ, 2008). Existem muitas glândulas exócrinas espalhadas por todo o corpo que produzem, secretam e excretam vários compostos químicos que são usados como sinais (BILLEN; MORGAN, 1998). Entre estes compostos, os feromônios desempenham um papel central na coesão social e na coordenação das tarefas, como no caso do forrageamento, em que diferentes modos de recrutamento por pistas podem indicar a presença ou a localização de uma fonte de alimento (JACKSON; RATNIEKS, 2006), ou na defesa das colônias, quando os feromônios de alarme influenciam uma resposta do grupo (VANDER MEER; ALONSO, 1998). Os sinais transmitidos pelas formigas passam várias informações, podendo indicar a espécie (ERRARD et al., 2006), a colônia (LAHAV et al., 1999; MARTIN et al., 2008), a casta (WHEELER; NIJHOUT, 1984), o indivíduo (D'ETTORRE; HEINZE, 2005), assim como os vários *status* hierárquicos e estados fisiológicos (DIETEMANN et al., 2003; BLACHER

et al., 2010; YAGOUND et al., 2014), ou ainda o território (TANNER; ADLER, 2009).

A natureza dos sinais envolvidos em cada sistema de comunicação varia e, muitas vezes, é característica de cada espécie. Isto levou ao desenvolvimento de novas ferramentas taxonômicas baseadas nessa diversidade, permitindo separar espécies que até então permaneciam desconhecidas ou escondidas. A quimiotaxonomia aparece como um dos exemplos dessas ferramentas baseadas em sinais de diversidade envolvidos em sistemas de comunicação, o que permitiu um progresso significativo na classificação taxonômica de formigas, embora outras ferramentas, como, por exemplo, a bioacústica, também estejam sendo desenvolvidas (cf. seção 4).

Estudos comparativos de espécies e suas características sociais, em relação ao seu comportamento e comunicação, também constituem uma fonte de dados incomparáveis para a compreensão da manutenção da cooperação. As formigas poneromorfas são muitas vezes caracterizadas por traços ancestrais quanto a sua estrutura colonial e organização social. Assim, encontramos, geralmente, tamanho reduzido das colônias (100-300 indivíduos) e forrageamento solitário (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; PEETERS, 1997; WILSON; HÖLLDOBLER, 2005). Todavia, este táxon inclui uma diversidade muito importante de organizações sociais, estruturas coloniais e estratégias reprodutivas (PEETERS, 1993, 1997; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Descobertas recentes têm demonstrado que muitas espécies estão fora do padrão simples de uma colônia com uma só rainha acasalando com um macho. Em *Neoponera villosa* e *N. inversa*, por exemplo, há poliginia primária e secundária, com vários acasalamentos (KELLNER et al., 2007), enquanto, em *N. verenae*, a poliginia é facultativa (FRESNEAU, 1994; PEZON et al., 2005). Às vezes, as colônias podem ser polidômicas (*N. goeldii*, DENIS et al., 2006; *Gnamptogenys striatula*, GIRAUD et al., 2000) e se reproduzir através de fundação dependente (PEETERS; MOLET, 2010). Essas estratégias podem ser alternativas e mudar em função do habitat nas espécies com ampla distribuição. Isso aumenta o interesse pelo estudo da evolução das estratégias de reprodução e de sua plasticidade, assim como dos fatores determinantes do comportamento.

As poneromorfas são, portanto, um bom modelo para estudar a evolução do comportamento social e dos sistemas de comunicação, tendo em vista a diversidade de estratégias comportamentais. De fato, por exemplo, as estratégias de forrageamento das espécies do gênero *Neoponera* variam do forrageamento solitário em *N. apicalis*, para o recrutamento em *tandem* em *N. villosa* (FRESNEAU, 1985), até o forrageamento por caça coletiva (*raids*) usando trilhas de feromônios pelas especialistas termitófagas *N. marginata*, *N. commutata* e *N. laevigata* (LEAL; OLIVEIRA, 1995; HÖLLDOBLER et al., 1996).

Neste capítulo, optou-se por apresentar o papel do comportamento e dos sistemas de comunicação na organização social de formigas, destacando os conhecimentos relativos às poneromorfas, e em particular às poneromorfas do Brasil. Focaremos em três aspectos intimamente relacionados: começando pelos mecanismos de tomada de decisão no contexto de reconhecimento colonial, passando pelos sistemas de comunicação que envolvem a regulação do conflito reprodutivo e, por fim, a ligação entre os sistemas de comunicação e a diversidade de espécies.

2 O reconhecimento social

A regulação do comportamento social necessita, a fim de responder de forma adaptada às restrições que atuam nos níveis individual e colonial, de mecanismos de reconhecimento social que permitam a discriminação de congêneres, de acordo com as consequências evolutivas potenciais de sua aceitação ou rejeição dentro do grupo. Esses mecanismos são bem descritos pelo modelo do limiar ideal de tolerância para os coespecíficos de Reeve (1989), que posteriormente foi generalizado por Liebert e Starks (2004) a todos os sistemas de reconhecimento. Situações de reconhecimento envolvem um "portador de indícios", o indivíduo ou o objeto físico que possui indícios de reconhecimento e um "avaliador", o indivíduo que analisa e reconhece estes indícios (LIEBERT; STARKS, 2004). Os processos envolvidos em sistemas de reconhecimento podem ser divididos em três componentes: expressão, percepção e ação (REEVE, 1989; SHERMAN et al., 1997; LIEBERT; STARKS, 2004; STARKS, 2004). O componente de expressão refere-se à natureza e à expressão dos indícios do portador. Em um contexto de reconhecimento social, os indícios envolvidos geralmente preenchem a definição de sinal, porque eles estão sujeitos a pressões de seleção que lhes permitem adquirir uma função

informativa dentro dos sistemas de comunicação da espécie. Inicialmente, o componente de percepção engloba os mecanismos de construção de uma imagem de referência (representação interna) de um modelo (indivíduo ou grupo de indivíduos) e em uma fase posterior, os mecanismos de percepção, processamento e comparação dos indícios percebidos com esta representação. Finalmente, o componente de ação se refere às normas de decisão que levarão à expressão comportamental. No modelo de Reeve, a magnitude das diferenças entre os sinais percebidos e a imagem de referência é comparada com um limiar de tolerância social flexível, que se adequa perfeitamente às consequências adaptativas da aceitação ou rejeição das diferentes categorias de congêneres (congênere de ninho ou heterocolonial, parasita, etc.). Se o congênere é diferente demais da imagem de referência, ele será rejeitado; caso contrário, será aceito. Esta divisão conceitual permite uma abordagem enriquecedora sobre o complexo processo de reconhecimento, sendo possível propor e testar os pressupostos proximais e distais relacionados com as diferentes fases do processo (LIEBERT; STARKS, 2004). Este modelo enfatiza a importante distinção entre processos cognitivos de reconhecimento e discriminação e a expressão comportamental que pode ou não surgir.

2 A) Expressão

Em insetos sociais, os indícios utilizados para o reconhecimento social parecem ser majoritariamente químicos, podendo ser complementados por estímulos acústicos e táteis (cf parte 1; HÖLLDOBLER, 1999; BILLEN, 2006) e em algumas vespas por pistas visuais (TIBBETTS, 2002; TIBBETTS; SHEEHAN, 2011). O potencial de comunicação da composição química da cutícula foi destacado na década de 1980 em cupins, no contexto do reconhecimento específico. Estes resultados foram generalizados a todos os insetos sociais, e através de um grande número de estudos no campo da ecologia química, muitos resultados experimentais e correlativos (manipulando compostos cuticulares durante encontros sociais) suportaram a hipótese de um papel importante do perfil cuticular, em particular a fração de hidrocarbonetos, na comunicação social tanto no nível interespecífico quanto nos níveis intraespecífico e intracolonial (BLOMQUIST; BAGNÈRES, 2010). No que diz respeito às relações entre indivíduos da mesma espécie, tem sido enfatizado o reconhecimento colonial devido a sua importância no contexto da teoria da aptidão inclusiva. É essencial para a manutenção do comportamento altruísta que o benefício destes comportamentos seja dirigido preferencialmente a indivíduos relacionados. Se o reconhecimento do parentesco monopolizou os debates nas décadas de 70 e 80, atualmente é amplamente aceito que a seleção de parentesco pode ser exercida em insetos sociais sem assumir uma capacidade de reconhecimento direto dos aparentados (HEPPER, 1991). Fora isso, a aquisição de uma imagem de referência da colônia, na qual o indivíduo em condições naturais se desenvolve, é um indício proximal confiável do odor dos aparentados.

Os hidrocarbonetos (HC: hidrocarbonetos cuticulares) presentes sobre a cutícula dos insetos sociais são misturas complexas que podem incluir dezenas de compostos distintos, normalmente de comprimento de cadeia entre 21 e mais de 40 carbonos (STURGIS; GORDON, 2012). As classes funcionais mais representadas, respectivamente, são alcanos (HC lineares), metil-alcanos (com 1 a 3 grupos metil) e hidrocarbonetos insaturados (de 1 a 3 ligações duplas). Eles são um bom suporte para a comunicação em virtude de suas variações nos comprimentos de cadeia e na sua estrutura. Em geral, considera-se que os alcanos lineares estejam envolvidos principalmente na função de proteção contra a dessecação. Isto está relacionado às suas propriedades físico-químicas, pois os alcanos lineares possuem uma alta temperatura de fusão (que aumenta com o comprimento da cadeia de carbonos). Em uma única colônia, podem-se encontrar variações na proporção de alcanos lineares em função da exposição ao ambiente externo (por exemplo, uma maior abundância nas forrageadoras de *Pogonomyrmex barbatus;* WAGNER et al., 1998). Com um comprimento de cadeia semelhante, alcanos ramificados e alcenos têm uma menor temperatura de fusão e, portanto, são menos eficazes em um papel de proteção. Por outro lado, eles têm uma maior possível diversidade de estruturas (incluindo a posição do grupo metila e ligação dupla). São considerados classicamente como candidatos de escolha para "carregar informações sociais". No entanto, esta regra não é absoluta e vários experimentos mostraram que só a sinergia entre HC de diferentes classes pode desencadear uma resposta comportamental inteira (por exemplo, em *Formica japonica*; AKINO et al., 2004).

As variações interindividuais dos perfis cuticulares dependem das relações filogenéticas, com variações qualitativas entre diferentes espécies. Dentro de uma espécie, os perfis são qualitativamente idênticos, mas apresentam variações interindividuais maiores entre colônias do que dentro de uma. A forte homogeneidade dos perfis cuticulares dos indivíduos de uma colônia (conhecido como visto colonial) explica-se por todos os mecanismos de expressão do perfil de HC. Estudos em *N. villosa* têm mostrado que os HC são sintetizados em enócitos (LUCAS et al., 2004) e, então, transportados ativamente para a cutícula por proteínas de transporte específico, as lipoforinas. Portanto, a produção ativa de HC por um indivíduo depende de sua atividade metabólica e é o resultado de uma interação entre o patrimônio genético desse indivíduo, seu consumo de energia e seu estado interno (idade, estado de saúde, etc.). Como tal, se pode supor que cada indivíduo produz uma mistura de HC própria, levando a variação interindividual diferente de zero mesmo em indivíduos clonais (TESEO et al., 2014). No entanto, esta variação é reduzida dentro das colônias por mecanismos comportamentais que induzem uma troca de produtos cuticulares entre indivíduos e, portanto, uma homogeneização permanente do odor colonial. Esses mecanismos comportamentais são reforçados pela presença de uma glândula cefálica, a glândula pós-faríngea (GPF), que tem a característica de apresentar um conteúdo de HC muito semelhante do perfil cuticular dos indivíduos. A origem dos HC presentes nesta glândula é dupla (SOROKER et al., 2003; LUCAS et al., 2004): uma origem é interna, pois as lipoforinas carregam parte dos HC sintetizados a esta glândula; e outra origem é externa, onde a GPF é aberta no trato digestivo e é carregada pelos HC recolhidos sobre a cutícula dos congêneres durante *grooming* mútuo. Este mecanismo duplo foi comprovado em laboratório em *N. villosa* com experimentos elegantes de marcação radioativa dos HC sintetizados e de manipulação da capacidade de recuperação pelo trato digestivo (HEFETZ et al., 2001; SOROKER et al., 2003). Estes experimentos também confirmaram nas poneromorfas o papel do "orgão *Gestalt*", que tinha sido atribuído para a GPF após estudos anteriores nas formicines (*Cataglyphis niger*: SOROKER et al., 1994) em referência ao modelo de reconhecimento apelidado de *Gestalt* ("forma significativa" em alemão), que assume que o odor colonial de referência seja um odor "médio", um "visto" comum a todos os indivíduos, de um odor produzido apenas individualmente (CROZIER; DIX, 1979). Eles também mostraram a existência nas poneromorfas de uma segunda estrutura morfológica especial, o pente basitarsal, que está particularmente envolvida na limpeza (*grooming*, em inglês), que também é um receptáculo dos HC sintetizados nos oenócitos.

É necessário notar que outras moléculas podem ser envolvidas no reconhecimento colonial (por exemplo, álcoois, ésteres ou proteínas). O foco sobre os HC e o fato de que eles estão fortemente correlacionados com as respostas comportamentais na verdade limitaram os esforços de investigação sobre os outros componentes da cutícula. Assim, o substrato do ninho poderia em alguns casos apresentar um papel significante no reconhecimento, e essas moléculas exógenas tornar-se parte integrante do visto no caso de adsorção na cutícula (KATZAV-GOZANSKY et al., 2004, 2007; BOS et al., 2011). O papel do substrato nos mecanismos de reconhecimento colonial tem sido bem documentado em outros insetos sociais (abelhas *Lasioglossum zephyrum*: KUKUK et al. 1977; vespas *Polistes fuscatus*: GAMBOA et al., 1986), mas também, por exemplo, no caso particular de formigas cortadeiras, em relação com seu fungo (*Acromyrmex subterraneus subterraneus*: VIANA et al., 2001; *Acromyrmex octospinosus* e *A. echinatior*: RICHARD et al., 2007a; *Atta colombica*, *Acromyrmex echinatior* e *Sericomyrmex amabilis*: RICHARD et al., 2007b). Além disso, as teorias sobre a evolução da sociabilidade atribuem um papel importante à presença de um ninho (local comum de reprodução e compartilhamento dos recursos alimentares; ver, por exemplo, QUELLER, 1989; STRASSMAN; QUELLER, 2007), sendo que o odor colonial poderia ter surgido a partir dele (ou seja, indícios comuns usados no reconhecimento; GAMBOA et al., 1986).

Enfim, descobertas recentes em duas poneromorfas (*Neoponera inversa*: HELANTERA et al., 2013 e *N. apicalis*: YAGOUND, 2014; YAGOUND et al. dados não publicados) de quimiotipos diferentes dentro de uma única colônia apontam para uma dificuldade com o referencial teórico da Gestalt, ou, mais provavelmente, a necessidade de estudar de uma maneira mais fina a contribuição dos vários componentes do perfil cuticular nas funções de comunicação. Apesar da diversidade observada aqui, uma parte comum do perfil poderia constituir um núcleo comum correspondente

funcionalmente ao visto colonial. Assim, Denis et al. (2006) mostraram em *Neoponera goeldii* como a parte do perfil de HC, que tem informações sobre o desenvolvimento ovariano dos indivíduos (variações substanciais interindividuais na colônia), poderia simultaneamente carregar informações sobre a origem colonial (alterações intracoloniais, sendo inferiores às variações intercoloniais). Uma maior precisão na análise dos diferentes componentes do perfil parece ter um forte potencial heurístico para compreender os mecanismos da regulação social dentro das colônias. Sabemos, de fato, que perfis cuticulares apresentam variações marcadas de acordo com as tarefas comportamentais realizadas pelos indivíduos (ver NASCIMENTO et al. 2013, para uma poneromorfa brasileira, *Dinoponera quadriceps*); a próxima seção deste capítulo mostrará a importância dos mecanismos de comunicação química na regulação dos conflitos reprodutivos nas poneromorfas.

2 B) Percepção

É aceito que a aquisição da imagem referencial usada no mecanismo de acoplagem de fenótipos é adquirida no início do desenvolvimento, logo após a emergência (com um possível papel da fase larval, ver ISINGRINI et al., 1985; SIGNOROTTI et al., 2014) e daria origem a uma representação interna (JAISSON, 1975; JAISSON; FRESNEAU, 1978; ERRARD et al., 2006). Se tal mecanismo precoce de impregnação funciona bem para a constituição de uma imagem de referência duradoura, ele dificilmente combina com o caráter dinâmico do odor colonial (VANDER MEER et al., 1989; PROVOST et al., 1993; LAHAV et al., 2001; NEWEY et al., 2009; VAN ZWEDEN et al., 2009). Portanto, ele pressupõe que o traço de memória seja lábil o suficiente para permitir um processo de atualização contínuo da imagem referenciada.

Uma alternativa possível seria a utilização por cada indivíduo de um mecanismo de autorreferência (*phenotype-matching*; HAUBER; SHERMAN, 2001), que permitiria, sem uma representação central do odor, uma comparação entre o odor carregado pelo avaliador e o do congênere (LENOIR et al., 1999). Essa hipótese foi reativada por OZAKI et al. (2005), que destacaram em *Camponotus japonica* uma sensila que responde unicamente aos HC de colônias estrangeiras. No entanto, estes resultados não foram reproduzidos até hoje em outras espécies de insetos sociais, dificultando a generalização. Acima de tudo, estudos posteriores trouxeram em formigas do mesmo gênero argumentos comportamentais e neurofisiológicos apoiando a hipótese de uma representação central do odor colonial (LEONHARDT et al., 2007; BRANDSTAETTER et al., 2011), embora uma forma de adaptação das sensilas antenais ao cheiro carregado pelo indivíduo possa ser um primeiro filtro sensorial, proporcionando a detecção de odores heterocoloniais (GUERRIERI et al., 2009; BRANDSTAETTER et al., 2011). Bos e D'ettorre (2012) propuseram um modelo dos mecanismos de reconhecimento integrando os níveis de tratamento periférico (com sensilas especializadas) e central (de tipo habituação ao nível do lobo antenal) de odores coloniais.

Paradoxalmente, este aspecto central da vida social é relativamente pouco documentado. Mais estudos sobre os mecanismos de aprendizagem e a natureza das representações resultantes ainda são necessários para apoiar e refinar as teorias atualmente aceitas. Também é interessante reler uma série de estudos recentes sobre as relações intercoloniais, tendo em vista essa questão. Numerosos estudos (por exemplo, *Pogonomyrmex barbatus*, GORDON, 1989; *Temnothorax nylanderi*, HEINZE et al., 1996; *Pheidole tucsonica* e *P. gilvescens*, LANGEN et al., 2000; *Cataglyphis fortis*, KNADEN; WEHNER, 2003; *Pristomyrmex pungens*, SANADA-MORIMURA et al., 2003; *Iridomyrmex purpureus*, VAN WILGENBURG, 2007; *Linepithema humile,* THOMAS et al., 2007; *Acromyrmex lobicornis*, DIMARCO et al., 2010; *Streblognathus peetersi*, TANNER; KELLER, 2012) mostraram em campo e no laboratório um tratamento diferenciado das colônias estrangeiras de acordo com sua proximidade espacial, sendo que as colônias vizinhas desencadearam especificamente mais ou menos agressão do que as colônias remotas (referidos, respectivamente, como efeito "*nasty neighbour*, i.e. vizinho indesejado" e "*dear enemy*, i.e. querido inimigo") MÜLLER e MANSER, 2007; TEMELES, 1994). Essas modulações no comportamento social podem ser explicadas pelo modelo de reconhecimento colonial, no caso de uma correlação entre as distâncias geográficas e químicas, em razão de uma maior ou menor proximidade genética com a colônia de interesse e/ou uma semelhança maior ou menor das condições micro-ecológicas. No entanto, alguns estudos têm demonstrado experimentalmente que uma familiarização com a

colônia vizinha está na origem desses processos e que a resposta é específica à colônia de familiarização (KNADEN; WEHNER, 2003; SANADA-MORIMURA et al., 2003; DIMARCO et al., 2010), implicando, portanto, em uma forma de aprendizagem de um visto heterocolonial (que poderia ser uma aprendizagem associativa ou não associativa e de tipo habituação/sensibilização). Também estes estudos demonstram a habilidade de operárias adultas formarem uma representação de um visto heterocolonial, trazendo uma nova complexidade ao "mundo social" desses insetos. Assim, Tanner e Keller (2012) mostraram que um fenômeno de "querido inimigo" em uma poneromorfa africana, *Streblognathus peetersi*, provavelmente se baseou em mecanismos de aprendizagem. Essa capacidade também foi demonstrada em uma poneromorfa brasileira, *Neoponera verenae* (FERREIRA, 2010; FERREIRA et al., dados não publicados). A análise de encontros agonísticos no laboratório entre pares de colônias coletadas situadas em várias distâncias no campo destacou uma tolerância absoluta com relação às formigas das colônias vizinhas mais próximas (menos de 10 metros de distância), que, embora sendo diferenciadas dos indivíduos homocoloniais (como evidenciado pelo tempo de antenação significativamente maior), não provocaram qualquer resposta agonística. As colônias mais distantes (20 metros ou mais) desencadearam uma resposta agonística maior (Figura 15.1).

Curiosamente, este resultado não pôde ser explicado nem pelas distâncias químicas entre colônias de origem, nem pela estruturação genética da população. Observou-se também durante os encontros no campo e no laboratório um comportamento ritualizado de rejeição social com transporte das congêneres estrangeiras, principalmente expresso em direção às colônias vizinhas distantes (11 a 20 metros de distância, para uma capacidade máxima de forrageamento de 20 m – Figura 15.2). Portanto, as formigas desta espécie podem ter três respostas distintas para colônias estrangeiras, dependendo de sua maior ou menor familiaridade (tolerância total, rejeição ritualizada ou agressão).

2 C) Ação

Uma propriedade do comportamento é permitir o ajuste permanente do indivíduo ao seu ambiente, a partir de características herdadas da história evolutiva das espécies. O modelo do limiar de tolerância ideal (REEVE, 1989) aplica-se

FIGURA 15.1 – Índice médio de agressão entre operárias de *N. verenae* morfoespécie 2, durante encontros diádicos caracterizados pela distância dos ninhos. Letras diferentes representam diferenças estatísticas significativas entre classes de distâncias. Modificado de Ferreira (2010)

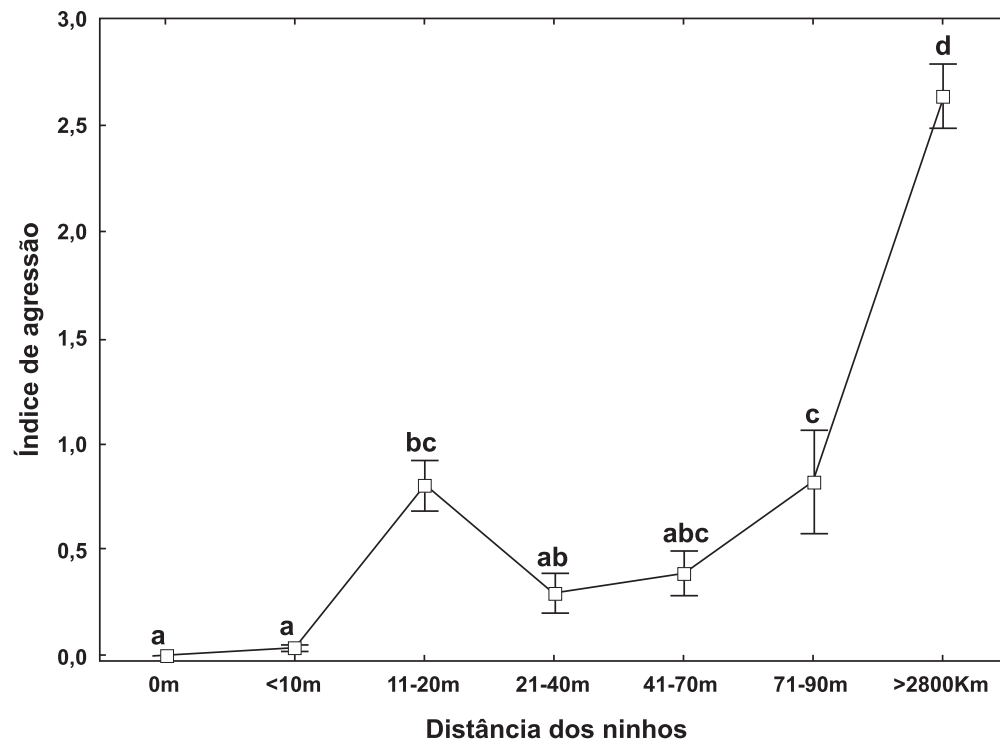
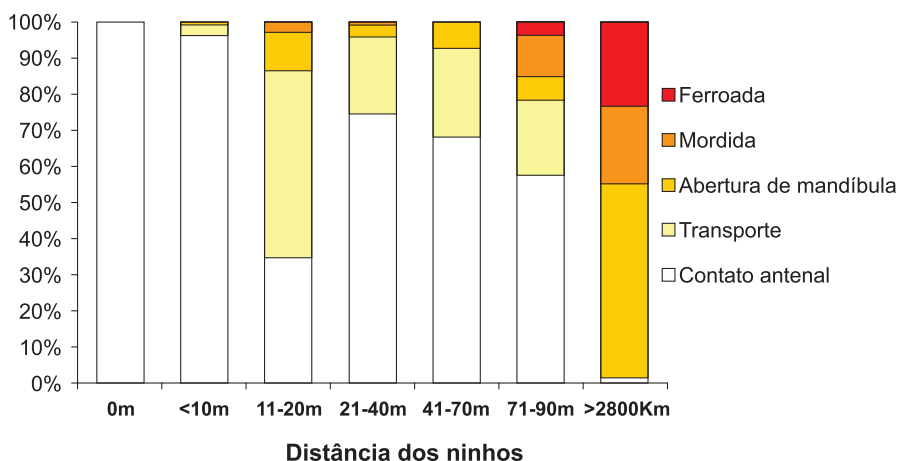



FIGURA 15.2 – Porcentagem média dos itens comportamentais registrados durante os encontros diádicos entre operárias provenientes de ninhos de diversas distâncias. Modificado de Ferreira (2010)

igualmente à escala filogenética (pela seleção de limiares de tolerância apropriados às pressões de seleções atuando no longo prazo) e ao nível ontogenético (pela modulação em curto prazo, por experiência, do limiar de tolerância dos indivíduos). Assim, pode-se demonstrar que espécies submetidas a pressões de seleção de uma espécie parasítica são mais intolerantes (por exemplo, DELATTRE et al., 2012), ou que as espécies poligínicas são geralmente mais tolerantes (STARKS et al., 1998a; mas ver também ROSSET et al., 2007). No entanto, as possíveis consequências adaptativas dos dois tipos de erro (aceitação/rejeição) podem mudar ao longo do tempo ou de acordo com os contextos. Downs e Ratnieks (2000) destacaram a tolerância crescente de colônias de abelhas *Apis mellifera* quando os recursos alimentares coloniais eram altos; Knaden e Wehner (2004) destacaram o efeito da distância do ninho sobre o comportamento agonístico da formiga *Cataglyphis fortis*.

Se nenhum estudo, ao nosso conhecimento, conseguiu colocar em evidência a modulação do limiar de tolerância social no nível ontogenético em poneromorfas, algumas poderiam apresentar uma tolerância incomumente alta. Assim, Zinck et al. (2008) mostraram em *Ectatomma tuberculatum* uma tolerância social acentuada, embora as colônias tenham apresentado uma estrutura colonial clássica (ao contrário das estruturas supercoloniais ou unicoloniais) e capacidades demonstradas de discriminação colonial. Em outra espécie do gênero, *E. ruidum*, a cleptobiose é praticada por operárias que conseguem entrar em ninho estrangeiro para roubar recursos alimentares apesar da inspeção das guardas cujas capacidades de discriminação colonial são comprovadas (BREED et al., 1990, 1999). Observa-se que as formigas "ladras" poderiam adotar mecanismos de ocultação envolvendo insignificância química (mais baixas quantidades de HC; JERAL et al., 1997) e mimetismo químico (seu perfil ser intermediário entre sua colônia natal e a colônia de destino; BREED et al., 1992). Finalmente, nossos estudos mostram uma baixa agressão intercolonial em *N. verenae* e a implementação de comportamentos de rejeição ritualizados (FERREIRA, 2010; FERREIRA et al., dados não publicados). Estudos de campo adicionais para melhor compreender a ecologia destas espécies, a dinâmica espacial das colônias, a frequência e a natureza das interações no campo e para melhor caracterizar os mecanismos de comunicação química são necessários para explicar os fatores na origem desta tolerância.

3 Hierarquias reprodutivas e sinalização da fertilidade

Na maioria das vezes, a estrutura não clonal das colônias de formigas leva a assimetrias de parentesco e, portanto, a diferenças no ótimo reprodutivo entre os indivíduos, podendo resultar em conflitos relacionados à reprodução (RATNIEKS; REEVE, 1992; BOURKE; FRANKS, 1995; RATNIEKS et al., 2006). Esses conflitos incluem o acesso à reprodução em si, dado que na maioria das espécies de formigas – e na maioria das poneromorfas – as operárias têm ovários funcionais e, portanto, são capazes de produzir machos por reprodução assexuada (TRIVERS; HARE, 1976;

BOURKE, 1988; RATNIEKS, 1988; HAMMOND; KELLER, 2004; WENSELEERS et al., 2004). A expressão de conflitos pode ser associada a custos significativos na produtividade colonial, particularmente porque os indivíduos reprodutores geralmente pouco participam de tarefas ergonômicas (RATNIEKS; REEVE, 1992; GOBIN et al., 2003; HAMMOND; KELLER, 2004). Então, observamos a existência de mecanismos reguladores para reduzir o impacto do conflito, limitando as oportunidades de reprodução direta e/ou os benefícios associados (RATNIEKS; REEVE, 1992; BOURKE; FRANKS, 1995; BEEKMAN; RATNIEKS, 2003; BEEKMAN et al., 2003; RATNIEKS et al., 2006; WENSELEERS; RATNIEKS, 2006; RATNIEKS; WENSELEERS, 2008). Um dos exemplos mais notáveis da expressão e regulação de conflitos relacionados à reprodução ocorre quando colônias com vários indivíduos com potencial reprodutivo semelhante entram em conflito para se reproduzir, estabelecendo hierarquias reprodutivas (HEINZE et al., 1994).

A existência de hierarquias de reprodução lineares ou quase lineares pode ser observada em três contextos diferentes. O primeiro refere-se ao caso de pleometrose, quando várias rainhas, em geral não aparentadas, se associam entre si para formar uma nova colônia (CRONIN et al., 2013). O estabelecimento da hierarquia determina a divisão do trabalho na reprodução entre as fundadoras (TRUNZER et al., 1998; KOLMER; HEINZE, 2000; TENTSCHERT et al., 2001). Essas associações são frequentemente temporárias e se dissolvem quando surgem as primeiras operárias, restaurando a monoginia através da eliminação das rainhas pelas operárias ou de lutas até a morte entre as rainhas. A probabilidade de herdar a colônia está altamente relacionada com a posição hierárquica das rainhas (HEINZE et al., 1994; BERNASCONI; STRASSMANN, 1999). No entanto, casos de poliginia podem ser mantidos em colônias maduras, como em *Neoponera inversa* (TRUNZER et al., 1998; HEINZE et al., 2001; TENTSCHERT et al., 2001; HELANTERÄ et al., 2013).

O segundo contexto de criação de hierarquias de reprodução diz respeito a espécies em que os indivíduos são totipotentes, então todos são capazes de reprodução sexual. Este é o caso das formigas sem rainha, como os gêneros *Dinoponera* e *Streblognathus*, nos quais a hierarquia geralmente determina uma operária alfa dominante (chamada gamergate; PEETERS; CREWE, 1984) que se torna a única reprodutora da colônia (ITO; HIGASHI, 1991; MONNIN; PEETERS, 1999; CUVILLIER-HOT et al., 2004b). Finalmente, observa-se que na maioria das espécies de poneromorfas a implementação de hierarquias reprodutivas entre operárias ocorre após a morte da rainha, que regulam o conflito para a produção de machos até o declínio da colônia (OLIVEIRA; HÖLLDOBLER, 1990; POWELL; TSCHINKEL, 1999; HEINZE et al., 2002).

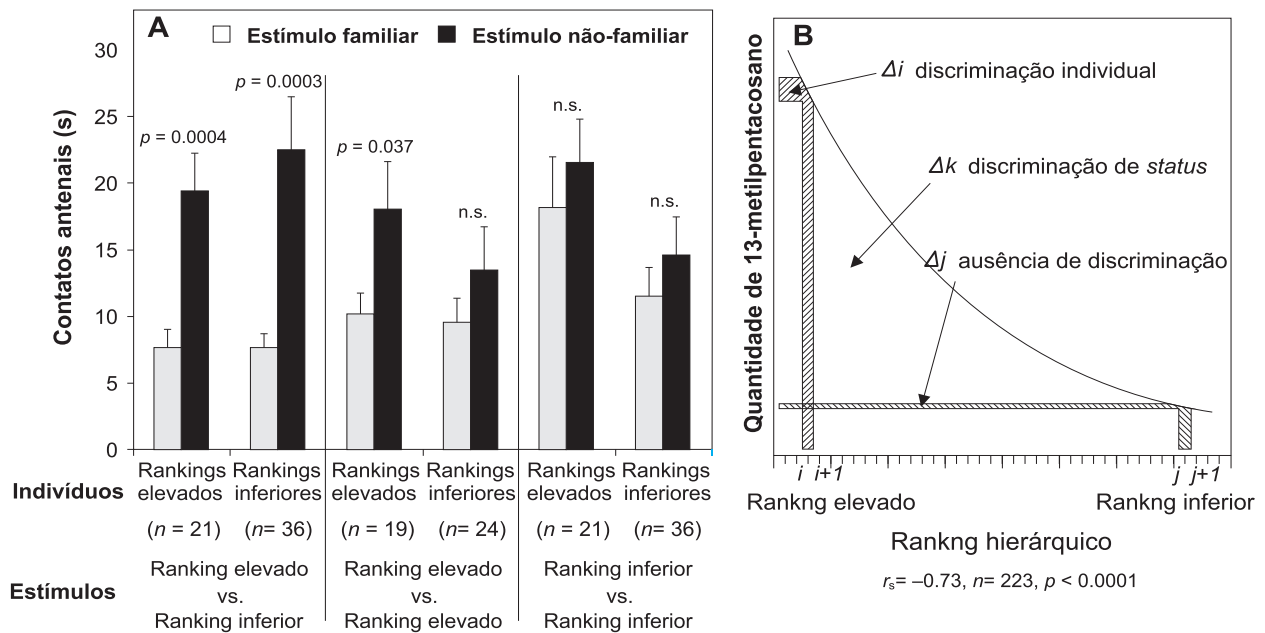
Tipicamente, duas etapas sucessivas caracterizam o estabelecimento de hierarquias sociais. Na primeira, o confronto repetido entre pares de indivíduos através de interações agonísticas define as relações de dominância/subordinação, e faz emergir no nível do grupo uma hierarquia de dominância (HEINZE et al., 1994 ; CHASE E SEITZ, 2011). Interações agonísticas são altamente ritualizadas (OLIVEIRA; HÖLLDOBLER, 1990; MONNIN; PEETERS, 1999; HEINZE et al., 2002; CUVILLIER-HOT et al., 2004b; LOMMELEN et al., 2006), o que permite diminuir os custos associados aos ataques (gasto de tempo, energia e lesões) (HSU et al., 2006 ; RUTTE et al., 2006). Em seguida, em uma segunda fase, a hierarquia reprodutiva se estabelece juntamente com a redução dos comportamentos agonísticos e a ativação dos ovários (HEINZE et al., 1994).

Uma grande variedade de fatores que não são mutuamente exclusivos pode participar na determinação das categorias hierárquicas (DUGATKIN; EARLEY, 2004; HSU et al., 2006; HURD, 2006). Estes incluem diferenças intrínsecas na capacidade dos indivíduos para monopolizar recursos (Potencial de Retenção de Recursos, *Resource Holding Power* ou RHP em inglês) (PARKER, 1974) e relativas a um conjunto de parâmetros fisiológicos e neuroendocrinológicos altamente interconectados, embora não esteja totalmente resolvido se estes parâmetros são a causa ou a consequência de um *status* hierárquico elevado (HURD, 2006; RUTTE et al., 2006; CHASE; SEITZ, 2011). A idade, em particular, parece ter uma influência crucial (MONNIN; PEETERS, 1999; DIETEMANN; PEETERS, 2000; CUVILLIER-HOT et al., 2001), porque ela está associada a um conjunto de mudanças fisiológicas, particularmente os níveis de hormônios gonadotróficos (ROBINSON; VARGO, 1997; HARTFELDER, 2000) e os das aminas biogênicas do cérebro (KAMHI; TRANIELLO, 2013), que são fortemente associados com dominância e fertilidade (CUVILLIER-HOT; LENOIR,

2006; PENICK et al., 2014). Além dessas diferenças intrínsecas, fatores extrínsecos correspondentes às influências de experiências passadas e do ambiente social também interferem no estabelecimento das hierarquias. Assim, por exemplo, a morte da gamergate em *Dinoponera quadriceps* levará ao ressurgimento de comportamentos agonísticos para definir a sua sucessão e, portanto, o acesso à reprodução (MONNIN; PEETERS, 1999). As operárias de *ranking* inferior, ainda não envolvidas nas interações de dominância, também possuem um papel muito importante na estabilização das hierarquias. Elas são responsáveis pela punição por imobilização dos indivíduos de *ranking* elevado que poderiam desafiar a gamergate, fazendo com que eles percam seus *status* (MONNIN et al., 2002). As influências das experiências passadas correspondem principalmente aos efeitos de *vencedor* e *perdedor (winner and loser effects)*, em que ganhar aumenta e perder diminui a probabilidade de vencer futuros encontros (CHASE et al., 1994; DUGATKIN, 1997; HSU et al., 2006). Estes efeitos auto-organizados são difundidos no reino animal (HSU et al., 2006; RUTTE et al., 2006) e seu impacto sobre a criação de hierarquias pode ser importante (DUGATKIN, 1997; DUGATKIN; EARLEY, 2004), embora suas causas distais permaneçam controversas (RUTTE et al., 2006). Do ponto de vista proximal, as vitórias e as derrotas devem provocar alterações no sistema neuroendócrino, influenciando assim o comportamento e os resultados dos encontros futuros (DUGATKIN; EARLEY, 2004; HSU et al., 2006).

O estabelecimento de hierarquias sociais também pode ser afetado por processos de reconhecimento, como a capacidade dos indivíduos em estimar o RHP dos outros membros do grupo. Isto é especialmente sugerido pela alta direcionalidade das interações agonísticas nas hierarquias de dominância (MONNIN; PEETERS, 1999; HEINZE et al., 2002; YAGOUND et al., 2014), e o baixo nível de agressão intracolonial observado em hierarquias reprodutivas, nas quais indivíduos de alto *ranking* são capazes de manter seu monopólio reprodutivo sem continuar a manifestar seu domínio através do comportamento (HEINZE et al., 1994; MONNIN; PEETERS, 1999; LOMMELEN et al., 2006). A estimativa do RHP pode ser direta, se indivíduos podem reconhecer o *status* dos outros membros do grupo, ou indireta, se os indivíduos são capazes de reconhecimento individual, assim sendo capaz de associar a identidade de um indivíduo específico como seu RHP (HEMELRIJK, 2000; TIBBETTS; DALE, 2007). Supõe-se que o reconhecimento individual tenha grande importância no estabelecimento e na estabilização das hierarquias lineares, em razão de seu alto nível de precisão (BARNARD; BURK, 1979; THOM; HURST, 2004; D'ETTORRE; HEINZE, 2005; TIBBETTS; DALE, 2007). Isso envolve a memorização de todas as características próprias de um indivíduo e a história dos seus encontros passados, e sua contraparte é, portanto, uma alta complexidade cognitiva (THOM; HURST, 2004; WILEY, 2013). Se estudos concluíram o envolvimento do processo de reconhecimento individual em hierarquias das rainhas fundadoras em *Neoponera inversa* e *N. villosa* (D'ETTORRE; HEINZE, 2005; DREIER et al., 2007), nenhum resultado permitiu mostrar inequivocamente a existência de tal capacidade em insetos-se um refere-se aos critérios operacionais para caracterizar *stricto sensu* o reconhecimento individual, ou seja, entre outros, a capacidade de reconhecer individualmente pelo menos dois indivíduos (GHEUSI et al., 1994; THOM; HURST, 2004). Inversamente, a discriminação de *status* é teoricamente suficiente para fazer emergir uma estrutura hierárquica linear, independentemente do grau de familiaridade entre os indivíduos e economizando o custo cognitivo do reconhecimento individual. Alguns resultados demonstraram a existência da capacidade de discriminação de *status* entre as operárias de *N. apicalis*, com um nível de precisão suficiente para a discriminação individual entre as operárias de *rankings* superiores no topo da hierarquia e envolvidas na competição reprodutiva (BLACHER et al., 2010; YAGOUND et al., 2014; Figura 15.3).

Estes processos de reconhecimento desempenham um papel importante na manutenção de hierarquias reprodutivas, e eles exigem indícios confiáveis permitindo tomadas de decisões adequadas. Já é bem estabelecido que hidrocarbonetos cuticulares podem ser usados para transmitir informações sobre o *status* reprodutivo e, assim, desempenhar o papel de sinais de fertilidade (MONNIN, 2006; LE CONTE; HEFETZ, 2008; PEETERS; LIEBIG, 2009; LIEBIG, 2010). Além disso, a forte correlação, geralmente observada entre a fertilidade e a dominância, também são bons sinais de *status* social do ponto de vista funcional. Numerosos estudos têm demonstrado que os hidrocarbonetos cuticulares estão envolvidos na sinalização da fertilidade em poneromorfas (*Diacamma ceylonense*, CUVILLIER-HOT et al., 2001;

FIGURA 15.3 – Discriminação de *status* hierárquico em formigas do complexo *N. apicalis*. A, duração dos contatos antenais (s) face a estímulos familiares e desconhecidos durante os testes de discriminação em operárias de *Neoponera apicalis* de rankings hierárquicos elevados e inferiores. Uma duração mais longa face a um estímulo familiar indica que existe discriminação. B, quantidade de 13-metilpentacosano (sinal de fertilidade putativo) presente na cutícula das operárias de acordo com seu ranking hierárquico. Dois indivíduos com *status* social muito diferentes (i.e., um ranking elevado (i) e um ranking inferior (j)) têm uma diferença significativa em suas quantidades de 13-metilpentacosano (Δk), permitindo assim a discriminação de seus *status*. Dois indivíduos com *status* social próximos porém diferentes (i.e. dois rankings elevados (i e i+1)) possuem uma diferença menor, mas no entanto significativa em suas quantidades de 13-metillpentacosano (Δi), permitindo neste caso uma discriminação individual de seus *status*. Por outro lado, dois indivíduos com um status social muito semelhante (i.e. dois rankings inferiores (j e j+1)) possuem uma diferença muito baixa em suas quantidades de 13-metilpentacosano (Δj), impedindo qualquer discriminação de seus *status* (Modificado de Blacher et al., 2010 e Yagound et al., 2014).

Dinoponera quadriceps, MONNIN et al., 1998; PEETERS et al., 1999; *Ectatomma tuberculatum*, HORA et al., 2008; *Gnamptogenys striatula*, LOMMELEN et al., 2006, 2010; *Harpegnathos saltator*, LIEBIG et al., 2000; *Hypoponera opacior*, FOITZIK et al., 2011; *Neoponera apicalis*, Yagound et al., 2014; *N. goeldii*, Denis et al., 2006; *N. inversa*, TENTSCHERT et al., 2001; HEINZE et al., 2002; D'ETTORRE et al., 2004; *N. verenae*, EVISON et al., 2012; *Odontomachus brunneus*, SMITH et al., 2012, 2013; *Platythyrea punctata*, HARTMANN et al., 2005; *Streblognathus peetersi*, CUVILLIER-HOT et al., 2004b). Indivíduos com ovários ativos têm um perfil específico de hidrocarbonetos cuticulares, resultando de diferenças, em geral, quantitativas entre um ou mais compostos e refletindo seu estado de fertilidade (MONNIN et al., 1998; LIEBIG et al., 2000; HARTMANN et al., 2005; YAGOUND et al., 2014). Ademais, alguns estudos têm mostrado que as informações transmitidas pelos hidrocarbonetos cuticulares não eram uma simples diferença binária entre férteis e não férteis, visto que as operárias são capazes de perceber os diferentes perfis de hidrocarbonetos cuticulares associados com diferentes níveis de atividade ovariana (HEINZE et al., 2002; CUVILLIER-HOT et al., 2004b; YAGOUND et al., 2014).

A produção dos hidrocarbonetos cuticulares associada à fertilidade começa, em geral, no início da oogênese, uma vez que os rankings hierárquicos estão estabelecidos (PEETERS et al., 1999; LIEBIG et al., 2000; CUVILLIER-HOT et al. 2004b; HARTMANN et al., 2005). Então há normalmente uma correlação muito precisa entre o nível de fertilidade e perfil de hidrocarbonetos cuticulares, conforme tem sido notavelmente mostrado nas formigas sem rainha. Assim, em *Dinoponera quadriceps*, uma operária conseguindo a posição de alfa vai gradualmente adquirir um perfil típico de gamergate, caracterizado por altas quantidades relativas de 9-hentriaconteno (PEETERS et al., 1999). No entanto, a fertilidade dos indivíduos também pode influenciar a determinação do seu *status* hierárquico. Com efeito, em *N. apicalis*, as operárias estabelecem hierarquias de dominância quando a rainha desaparece

(OLIVEIRA; HÖLLDOBLER, 1990; BLACHER et al., 2010), e o *ranking*, o *status* de fertilidade e o perfil de hidrocarbonetos cuticulares (particularmente as proporções do 13-metilpentacosano) estão altamente correlacionados (YAGOUND et al., 2014; Figura 15.3). No entanto, algumas operárias põem ovos tróficos na presença da rainha (DIETEMANN; PEETERS, 2000), e resultados experimentais têm mostrado que esta pré-fertilidade já está associada a maior quantidade relativa de 13-metilpentacosano (YAGOUND, CHAMERON, CHÂLINE et al., dados não publicados). Assim, sugere-se que essa variabilidade, presente antes mesmo da formação da hierarquia, da atividade dos ovários e das produções cuticulares associadas pode ter uma influência fundamental sobre o estabelecimento de relações de dominância por auto-amplificação e reconhecimento sutil do *status* dos indivíduos pré-férteis (YAGOUND et al., 2014).

Os processos de reconhecimento, baseados nos hidrocarbonetos cuticulares que indicam a fertilidade, possuem então, provavelmente, um papel muito geral no estabelecimento e na manutenção das hierarquias reprodutivas ambos em poneromorfas e insetos sociais em geral. Parece muito provável que a biossíntese de hidrocarbonetos cuticulares e a atividade ovariana são sustentadas por mecanismos bioquímicos comuns (CUVILLIER-HOT et al., 2004a; PEETERS; LIEBIG, 2009; LIEBIG, 2010). Esta associação inevitável participaria na fiabilidade dos sinais de fertilidade e, por conseguinte, à sua estabilidade evolutiva (KELLER; NONACS, 1993; HEINZE; D'ETTORRE, 2009; KOCHER; GROZINGER, 2011).

4 Sinais químicos e acústicos como ferramentas taxonômicas: estudo de caso do complexo de espécies *Neoponera apicalis*

Um dos principais objetivos das ciências biológicas é caracterizar a diversidade da vida. Identificar e delimitar os limites das espécies é, portanto, de importância crucial, porque a espécie é a unidade fundamental em biologia (DE QUEIROZ, 2007). Logo, os critérios de definição deste conceito têm sido muito debatidos (HEY, 2006), particularmente desde a introdução do conceito biológico de espécie de Mayr (1942). Com efeito, a visão amplamente adotada de espécies como populações compostas de indivíduos que se cruzam e que são reprodutivamente isolados de outras populações (MAYR, 1942) tem sido desafiada por mais de 20 alternativas (e.g., os conceitos taxonômico, evolutivo, ecológico ou filogenético; MAYDEN, 1997), causando assim uma grande confusão, uma vez que a mesma palavra é usada para englobar diferentes entidades biológicas (HEY, 2006; DE QUEIROZ, 2007). Mais recentemente, sínteses de todas essas abordagens têm sido propostas. O conceito unificado considera as espécies linhagens evoluindo separadamente (DE QUEIROZ, 2007), sem a necessidade dos critérios de restrição adicionais de definições anteriores.

Investigar os limites das espécies (i.e., alfa-taxonomia) é crucial para os estudos em biologia, ecologia, comportamento e evolução (SITES; MARSHALL, 2003). A morfologia tem sido tradicionalmente o meio principal para inferir os limites das espécies (SCHLICK-STEINER et al., 2010; SEPPÄ et al., 2011), mas essa abordagem às vezes pode falhar na distinção de espécies diferentes, por exemplo, em decorrência de pressões seletivas estabilizadoras, que resultam em uma estase morfológica. Além disso, entre as espécies já inventariadas, vários grupos são sujeitos a classificações imperfeitas (FOLGARAIT, 1998). Isto ocorre principalmente por causa da existência de espécies crípticas (ou seja, duas ou mais espécies distintas que são classificadas incorretamente e, portanto, ocultas sob um único nome de espécie em razão de sua morfologia muito semelhante). Estes conjuntos formam complexos de espécies que impedem a correta avaliação da biodiversidade (BICKFORD et al., 2007). Eles causam grandes problemas para os taxonomistas, pois não podem ser prontamente ou confiantemente distintos apenas com uma base morfológica, e o desafio taxonômico que representam sublinha a importância do uso de vários critérios na delimitação de espécies (FERREIRA et al., 2010). Na verdade, variações consistentes em diversas características de um organismo e corroboração de dados independentes constituem evidências melhores para a separação de espécies (BICKFORD et al., 2007; SCHLICK-STEINER et al., 2010). Portanto, há uma necessidade urgente de se adicionar ferramentas eficazes que permitam resolver esses problemas taxonômicos, a fim de se estimar a real biodiversidade nestes grupos de espécies.

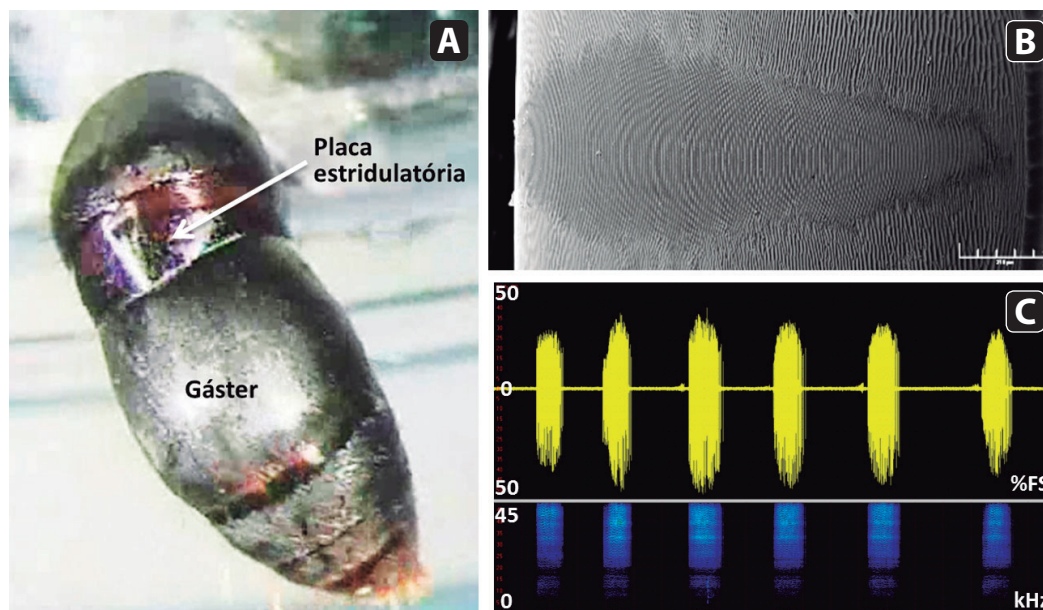
Embora indistinguíveis ao olho humano, as espécies crípticas são, no entanto, diferentes umas das outras e normalmente apresentam características biológicas, ecológicas e comportamentais estáveis e específicas a cada uma (BICKFORD et al., 2007). As espécies crípticas são provavelmente

mais frequentes nos organismos com sistemas de comunicação e reconhecimento baseados principalmente em características não visuais (por exemplo, sons, hidrocarbonetos cuticulares ou outros feromônios). Neste contexto, a taxonomia química em particular tem provado ser bem-sucedida para vários táxons na delimitação de espécies crípticas (e.g., ERPENBECK; VAN SOEST, 2007; REYNOLDS, 2007; BAGNÈRES; WICKER-THOMAS, 2010). Os insetos têm sido o foco de muitos estudos (BAGNÈRES; WICKER-THOMAS, 2010; KATHER; MARTIN, 2012), por causa da grande importância da comunicação química para esse táxon (HOWARD; BLOMQUIST, 2005; D'ETTORRE; LENOIR, 2010). Portanto, muitos grupos de insetos têm sido investigados, especialmente em insetos sociais: formigas (VANDER MEER e LOFGREN, 1989; BAGNERES et al., 1991; AKINO et al., 2002; ELMES et al., 2002; LUCAS et al., 2002; STEINER et al., 2002; SCHLICK-STEINER et al., 2006; DAHBI et al., 2008; MARTIN et al., 2008; DRESCHER et al., 2010; EVISON et al., 2012), abelhas (CARLSON et al., 1991; LEONHARDT et al., 2013), cupins (KAIB et al., 1991; CLEMENT et al., 2001; DRONNET et al., 2006; HAVERTY; NELSON, 2007) e vespas (BRUSCHINI et al., 2007). Alguns estudos têm focado em compostos de veneno, como alcaloides (JONES et al., 2003) ou peptídeos (TOUCHARD et al., 2014), mas a grande maioria tem investigado os hidrocarbonetos cuticulares (HC) como a principal ferramenta químiotaxonômica (BAGNÈRES e WICKER-THOMAS, 2010; KATHER e MARTIN, 2012). HC são geneticamente herdáveis (LAHAV et al., 2001; SHIRANGI et al., 2009; VAN ZWEDEN et al., 2010) e são tipicamente espécie-específicos (MARTIN; DRIJFHOUT, 2009). A alfa-taxonomia baseada nos HC tem vários pontos fortes potenciais (KATHER; MARTIN, 2012), incluindo uma estreita correspondência entre as distâncias genéticas e químicas das espécies (DRESCHER et al., 2010), uma alta variação de perfis químicos, permitindo uma fácil discriminação de espécies próximas comparada com caracteres morfológicos (SEPPÄ et al., 2011; GUILLEM et al., 2012), e consequentemente, um elevado potencial para a identificação de espécies crípticas (PAGE et al., 1997; CLÉMENT et al., 2001; AKINO et al., 2002; LUCAS et al., 2002; SCHLICK-STEINER et al., 2006; MARTIN et al., 2008).

Ainda, o estudo dos sinais sonoros e vibratórios como critério diagnóstico da identificação de espécie tornou-se uma prática corrente para vários grupos taxonômicos que se comunicam acusticamente (OTTE, 1989; ÂNGULO; REICHLE, 2008). Os sinais acústicos têm sido frequentemente envolvidos no estudo de espécies crípticas e eles às vezes têm fornecido os primeiros indícios de uma diversidade escondida em muitos grupos de insetos, como homópteros (CLARIDGE et al., 1997), crisopídeos (HENRY, 1994), ortópteros (BROZA et al., 1998; CADE; OTTE, 2000; WALKER et al., 2003) e dípteras (RITCHIE; GLEASON, 1995; NOOR e AQUADRO, 1998). Estes trabalhos combinados com muitos outros permitiram, assim, estabelecer a bioacústica como uma ferramenta taxonômica importante para um grande número de táxons crípticos (SUEUR, 2006; ÂNGULO; REICHLE, 2008).

Entre as formigas, além da maquinaria glandular para produzir feromônios, muitas espécies também são dotadas de um órgão especializado na produção de sons e vibrações (MARKL, 1973; TAYLOR, 1978) (Figura 15.4). Esta capacidade parece ter evoluído várias vezes de forma independente e pode ser encontrada em um grande número de espécies de cinco subfamílias (Myrmicinae Pseudomyrmecinae, Ponerinae, Ectatomminae, Nothomyrmecinae) (MARKL, 1973; TAYLOR, 1978). As estridulações são produzidas durante os movimentos dorso-ventrais do gáster por fricção da porção postero-distal do terceiro segmento abdominal, que funciona como uma raspadeira, ou *plectrum,* sobre a placa estridulatória ou *pars stridens* (Figura 15.4A e 15.4B). Esta última é constituída de uma série de finas estrias paralelas, que corresponde a uma região diferenciada na parte anterior do quarto segmento abdominal (Figura 15.4B) (SPANGLER, 1967; KERMARREC et al., 1976). As estridulações em séries de impulsões em frequências podem variar desde poucos hertz até ultrassons (Figura 15.4C), e podem ser transmitidas pelo substrato, pelo ar, ou através de contato físico. Cada impulsão corresponde à fricção da raspadeira contra uma estria da placa estridulatória (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

Esses sinais acústicos, as estridulações, possuem, da mesma forma que sinais químicos, diferentes papéis no funcionamento das colônias de certas espécies, agindo especialmente como moduladores de comportamentos sociais (HÖLLDOBLER et al., 1978; MARKL; HÖLLDOBLER, 1978; BARONI URBANI et al., 1988). Até agora, as estridulações foram observadas em vários contextos comportamentais dependendo da espécie

FIGURA 15.4 – Órgão estridulatório e sinais acústicos do complexo de espécies *N. apicalis*. A, detalhe do gáster mostrando a placa estridulatória em *N. apicalis* morfoespécie 6. B, Microscopia eletrônica de varredura da placa estridulatória e C, oscilograma (acima) e espectograma (abaixo) de uma série de estridulações (duração 2 s) de *N. apicalis* morfoespécies 4.

examinada, como recrutamento para fontes de alimento (HÖLLDOBLER et al., 1978; BARONI URBANI et al., 1988; ROCES et al., 1993), trofalaxia (STUART; BELL, 1980), emigração do ninho (MASCHWITZ; SCHONEGGE, 1983), conflitos intra e interespecíficos (MARKL, 1965; GRASSO et al., 2000) e acasalamento (MARKL et al., 1977; MERCIER et al., 2007). Algumas formigas também podem responder a estridulações produzidas por seus mutualistas (DEVRIES, 1990, 1991; DE PIERCE; TRAVASSOS, 2000; MORALES et al., 2008) ou até mesmo seus parasitas (BARBERO et al., 2009a, b). As estridulações são, assim, eventos comumente observados nas sociedades de formigas (FERREIRA; FRESNEAU, 2009).

No entanto, mesmo se as estridulações são eventos corriqueiros em sociedades de formigas, é provavelmente ainda o menos compreendido dos modos de comunicação, e estudos detalhados sobre as características acústicas destes sinais são escassos (FERREIRA; FRESNEAU, 2009). Nos poucos grupos de espécies estudadas até agora, não foram observadas diferenças interespecíficas significativas, nem nas estruturas produtoras de som nem nas características do sinal (MARKL et al., 1977; PAVAN et al., 1997; GRASSO et al., 1998, 2000; BARBERO et al., 2009a, b). Assim, atualmente, as estridulações têm sido consideradas um simples sinal generalista que não apresenta vantagem seletiva em ser espécie-específico, e que só raramente é específico, mesmo ao nível de gênero (MARKL, 1973). No entanto, essas generalizações são baseadas em um número muito limitado de espécies e os raros estudos sobre as características acústicas estão longe de ser representativos de Formicidae, dado o grande número de espécies dotadas de um órgão especializado na produção de sinais acústicos (MARKL, 1973; TAYLOR, 1978).

4 A) O complexo de espécies *Neoponera apicalis*

O complexo *Neoponera apicalis* (anteriormente *Pachycondyla apicalis*; SCHMIDT; SHATTUCK, 2014) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) reúne espécies crípticas e largamente simpátricas encontradas nas florestas neotropicais do Sul do México até o Paraguai. Além de uma morfologia semelhante, estas espécies geralmente têm características biológicas e ecológicas similares, que tornam ainda mais difícil sua correta identificação (FRESNEAU, 1994; WILD, 2005). Sua morfologia e coloração comum geral (morphe *'apicalis'*) são provavelmente decorrentes do efeito de uma seleção estabilizadora, visto que outros artrópodes, incluindo aranhas, também o compartilham (REISKIND, 1977; CUSHING, 1997;

MCIVER; STONEDAHL, 1993). Estas espécies amplamente simpátricas poderiam assim formar um anel de mimetismo maciço, o que representaria uma vantagem contra potenciais predadores (MCIVER; STONEDAHL, 1993; HEBERT et al., 2004; DELABIE et al., 2008).

Wild (2005) revisou a taxonomia deste grupo com base em vários critérios morfológicos e biométricos e pôde reconhecer três espécies amplamente simpátricas: *N. apicalis* (LATREILLE, 1802), *N. obscuricornis* (EMERY, 1890) e *N. verenae* (FOREL, 1922), em vez das duas reconhecidas anteriormente (BROWN, 1957). Ele mostra que o nome *N. obscuricornis* (antes *Pachycondyla obscuricornis*) foi constantemente atribuído erroneamente na literatura para *N. verenae* por mais de vinte anos, e assinala uma importante variabilidade morfológica dentro de *N. apicalis* e *N. verenae* em quase todos os caracteres considerados, mas ainda atribuindo a variação geográfica ao longo de uma clina Norte-Sul, com nenhuma justificativa para uma divisão adicional do complexo (WILD, 2005). Delabie et al. (2008) reavaliaram esta variabilidade intraespecífica baseada em caracteres morfológicos, citogenéticos e ecológicos e interpretaram-na como um mosaico de espécies crípticas e parcialmente simpátricas, cujas diferenças são consistentes em toda sua área de distribuição geográfica. Eles descreveram quatro táxons dentro de *N. apicalis* (morfoespécies 1, 2, 3 e 4) e dois dentro de *N. verenae* (morfes 1 e 2), mas sem concluir sobre o seu *status* como espécies válidas. Mais tarde, Mackay e Mackay (2010) introduziram *N. cooki* (MACKAY; MACKAY, 2010), baseando-se também apenas em caracteres morfológicos, correspondendo ao atual estado de quatro espécies descritas no complexo.

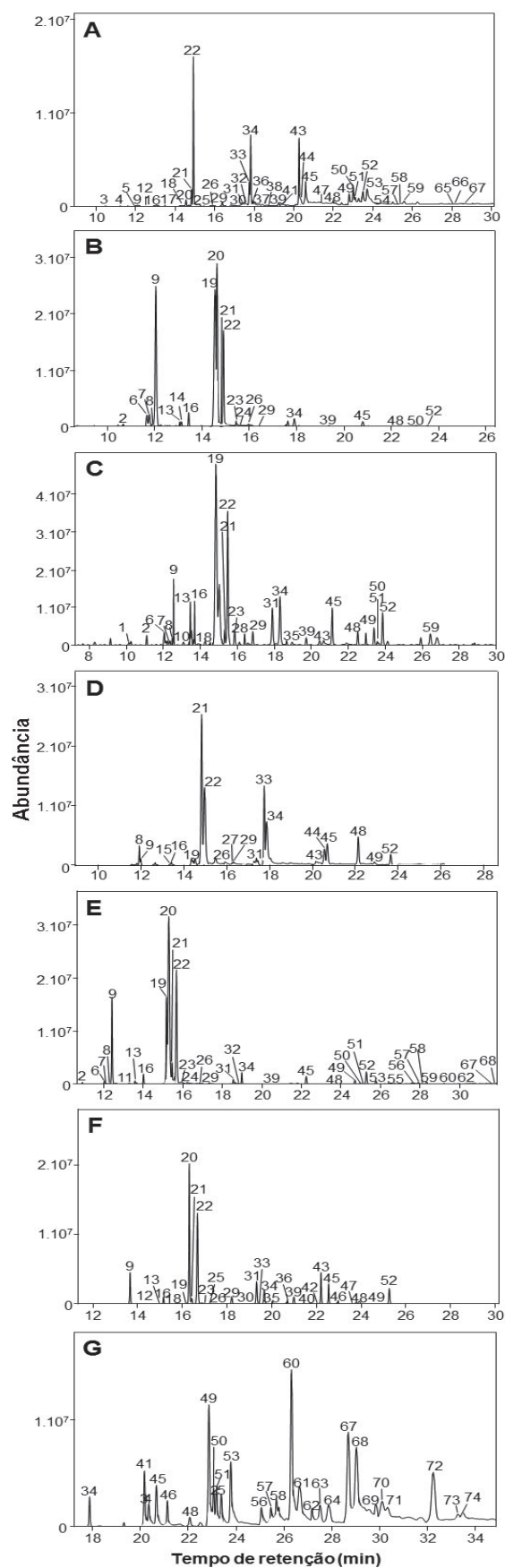
Estas várias linhas de evidências, portanto, sugerem fortemente que o complexo *N. apicalis* é composto de muito mais espécies do que as quatro atualmente reconhecidas, mas a possibilidade de que estas sejam subespécies não pode ser completamente descartada, uma vez que muitas espécies de formigas mostram uma variação geográfica considerável (WARD, 2011).

4 B) Quimiotaxonomia

Ferreira (2010) estudou os perfis químicos de hidrocarbonetos cuticulares (HC) de sete morfoespécies diferentes do complexo de espécies *N. apicalis* (grupos *apicalis* e *verenae*) coletados de várias populações simpátricas e alopátricas, no Brasil, na Guiana francesa e no México, a fim de compreender melhor a divergência química entre as populações e morfoespécies distintas. Se aprofundando neste assunto, Yagound (2014) determinou os perfis de HC de 869 operárias pertencentes a sete morfoespécies do complexo *N. apicalis*, incluindo *N. apicalis* morfoespécie 7, uma morfoespécie nova que foi estabelecida com base em análises genéticas e observações anteriores dos HC (YAGOUND et al. dados não publicados).

Os perfis de HC de todas as morfoespécies do complexo *N. apicalis* são compostos por 19 a 41 picos e compreendem várias séries de n-alcanos, alcanos mono e dimetil-ramificados, e alcenos e alcadienos com número de carbonos variando de 19 a 37 (Figura 15.5). Dependendo da morfoespécie, alcanos lineares ou alcenos constituíram as principais classes de compostos em todas as morfoespécies de *N. apicalis* e *N. verenae*, e juntos eles representaram entre 86,7% e 99,7% do perfil do HC (FERREIRA, 2010; YAGOUND, 2014) (Figura 15.6).

De acordo com Ferreira (2010), as morfoespécies 1 e 6 de *N. apicalis* foram essencialmente representadas por hidrocarbonetos saturados lineares (alcanos), com uma pequena proporção de alcenos e alcadienos em *N. apicalis* morfoespécie 6 (Figuras 15.5A, 15.5D e 15.6). *Neoponera apicalis* morfoespécies 2 e 3 tiveram percentagens semelhantes de hidrocarbonetos saturados e monoinsaturados (alcenos), mas diferentes porcentagens de alcadienos. Isto decorreu do fato de que *N. apicalis* morfoespécie 2 também apresentou uma percentagem considerável de compostos metil ramificados (Figuras 15.5B e 15.6). O perfil da *N. apicalis* morfoespécie 4 foi, por sua vez, constituído principalmente de alcanos e alcenos (Figuras 15.5C e 15.6). *Neoponera cooki* apresentou o perfil mais complexo e mais distinto do complexo de espécies, no qual as categorias mais abundantes foram hidrocarbonetos metil e dimetil ramificados, que representaram 76,3% do perfil (Figuras 15.5G e 15.6). Ela foi a única espécie em que o último tipo de compostos estava presente. Além disso, o perfil de *N. cooki* começou em C25-27 e terminou no C36-37, enquanto outras morfoespécies do complexo começaram em C19-20 e terminaram em C33 (FERREIRA, 2010; YAGOUND, 2014) (Figura 15.5). Por fim, mesmo tendo seu perfil apresentado um percentual de alcanos similar à *N. apicalis* morfoespécies 2 e 3 e uma porcentagem

FIGURA 15.5 – Cromatogramas dos perfis químicos (HC) das morfoespécies do complexo *N. apicalis*. **A,** *N. apicalis* morfoespécie 1. **B,** *N. apicalis* morfoespécie 3. **C,** *N. apicalis* morfoespécie 4. **D,** *N. apicalis* morfoespécie 6. **E,** *N. apicalis* morfoespécie 7. **F,** *N. verenae* morfoespécie 1 from Pará. **G.** *N. cooki*. Modificado de Yagound (2010).

Pico	Composto	Pico	Composto
1	10-MeC_{19}	38	*x,y*-$C_{26:2b}$
2	*n*-C_{20}	39	*n*-C_{26}
3	*x,y*-diMeC_{20}	40	11-MeC_{26}
4	3-MeC_{20}	41	3-MeC_{26}
5	*x*-$C_{21:1a}$	42	*x*-$C_{27:1a}$
6	*x*-$C_{21:1b}$	43	*x*-$C_{27:1b}$ + *x,y*-$C_{27:2}$
7	*x*-$C_{21:1c}$	44	*x*-$C_{27:1c}$
8	*x*-$C_{21:1d}$	45	*n*-C_{27}
9	*n*-C_{21}	46	11-,13-MeC_{27}
10	9-,11-MeC_{21}	47	3-MeC_{27}
11	5-MeC_{21}	48	*n*-C_{28}
12	3-MeC_{21}	49	2-MeC_{28}
13	*x*-$C_{22:1a}$ + *x,y*-$C_{22:2}$	50	*x*-$C_{29:1a}$ + *x,y*-$C_{29:2}$
14	*x*-$C_{22:1b}$	51	*x*-$C_{29:1b}$
15	*x*-$C_{22:1c}$	52	*n*-C_{29}
16	*n*-C_{22}	53	11-,13-MeC_{29}
17	*x,y*-diMeC_{22}	54	*x,y*-$C_{30:2}$
18	9-,11-MeC_{22}	55	*x*-MeC_{30}
19	*x*-$C_{23:1a}$ + *x,y*-$C_{23:2a}$	56	10-,12-MeC_{30}
20	*x*-$C_{23:1b}$ + *x,y*-$C_{23:2b}$	57	3-MeC_{30}
21	*x*-$C_{23:1c}$	58	*x*-$C_{31:1}$ + *x,y*-$C_{31:2}$
22	*n*-C_{23}	59	*n*-C_{31}
23	11-MeC_{23}	60	11-,13-,15-MeC_{31}
24	9-MeC_{23}	61	*x*-MeC_{31}
25	7-MeC_{23}	62	10-,12-MeC_{32}
26	3-,5-MeC_{23}	63	*x*-$C_{33:1a}$
27	*x*-$C_{24:1a}$	64	*x*-$C_{33:1b}$
28	*x*-$C_{24:1b}$ + *x,y*-$C_{24:2}$	65	*x*-$C_{33:1c}$
29	*n*-C_{24}	66	*x,y*-$C_{33:2}$
30	*x,y*-diMeC_{24}	67	11-,13-,15-MeC_{33}
31	*x*-$C_{25:1a}$ + *x,y*-$C_{25:2a}$	68	3-MeC_{33}
32	*x*-$C_{25:1b}$ + *x,y*-$C_{25:2b}$	69	12-MeC_{34}
33	*x*-$C_{25:1c}$	70	*x,y*-$C_{35:2}$
34	*n*-C_{25}	71	*x*-$C_{35:1}$
35	11-,13-MeC_{25}	72	11-,13-,15-MeC_{36}
36	5-MeC_{25}	73	*x*-MeC_{37}
37	*x*-$C_{26:1a}$	74	*y*-MeC_{37}

de compostos metil ramificados comparável à *N. cooki*, *N. verenae* morfoespécie 1 foi quimicamente diferente de todas as outras morfoespécies de *N. apicalis* (FERREIRA, 2010) (Figuras 15.5F e 15.6). Esta grande variabilidade quantitativa e qualitativa entre as diferentes morfoespécies do complexo *N. apicalis* foi adicionalmente evidenciada por análises químicas que confirmam que cada morfoespécie apresenta um perfil distinto de HC.

Curiosamente, quimiotipos significativamente diferentes uns dos outros foram encontrados dentro de várias morfoespécies. Por exemplo, populações vizinhas de *N. apicalis* morfoespécies 4 na Guiana Francesa são mais diferenciadas do que populações distantes (FERREIRA, 2010). Da mesma forma, vários quimiotipos simpátricos podem ser identificados em *N. apicalis* morfoespécies 1 e 4 (YAGOUND, 2014). Ao contrário, no Nordeste do Brasil, as populações de *N. verenae* morfoespécies 1 são muito próximas quimicamente, apesar dos habitats onde foram coletadas apresentarem características ecológicas altamente diferenciadas, e populações distantes do Norte do Brasil e da Guiana Francesa, ambas representantes do habitat da Floresta Amazônica, se agrupam juntas (FERREIRA, 2010).

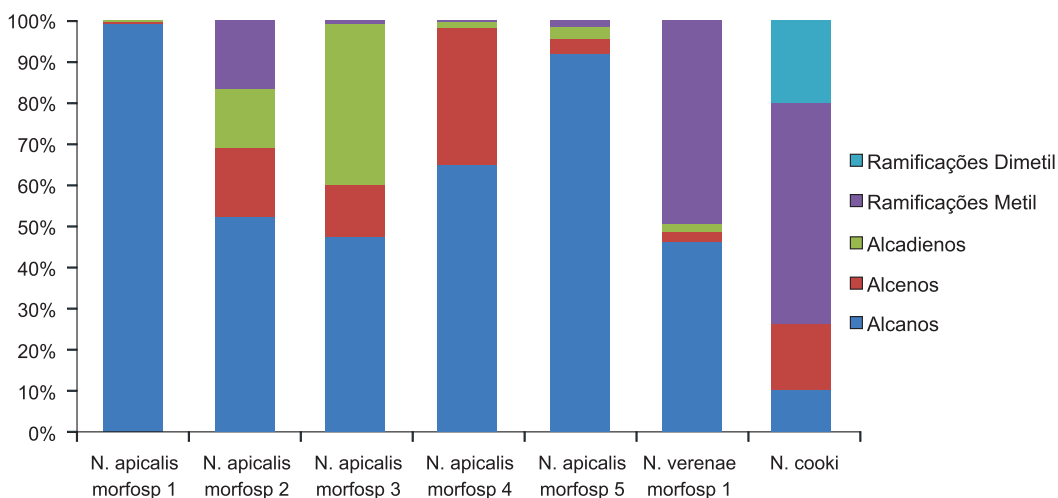
Tal diferenciação química dentro das diferentes morfoespécies do complexo *N. apicalis* sugere que uma divergência ainda maior poderia também existir, como os resultados citogenéticos já indicam (MARIANO et al., 2004; DELABIE et al., 2008). Assim, os dados químicos confirmam a clara divergência entre morfoespécies, e ainda chamam a atenção para futuros estudos sobre a diversidade química dentro dessas morfoespécies. Isso permitirá caracterizar os vários fatores filogenéticos, geográficos e ecológicos que levaram à evolução dos HC e das assinaturas químicas neste clado monofilético amplamente distribuído.

Estes resultados têm implicações sobre estudos anteriores que investigaram a ecologia química dessas formigas, sem levar em conta a variabilidade real que caracteriza esse complexo de espécies. Por exemplo, Hefetz et al. (2001), estudando o perfil químico de "*N. apicalis*" com colônias coletadas no Nordeste do Brasil e na Guiana Francesa, quase certamente, misturaram duas morfoespécies diferentes (ou seja, morfoespécies 1 e provavelmente 4, que é a mais abundante na Guiana Francesa). Dada a medida da dissimilaridade entre estas duas morfoespécies, isto implica que a sua análise química resultante, em parte, estaria errada.

Resumindo, estes resultados indicam que os HC são relevantes para distinguir as morfoespécies do complexo *N. apicalis*. Eles acrescentam à literatura comprovando a utilidade da taxonomia química para discriminar espécies de formigas (VANDER MEER; LOFGREN, 1989; BAGNÈRES et al., 1991; ELMES et al., 2002; LUCAS et al., 2002; STEINER et al., 2002; DAHBI et al., 2008; MARTIN et al., 2008; EVISON et al., 2012), e portanto confirmam a validade dos HC como uma ferramenta taxonômica (BAGNÈRES; WICKER-THOMAS, 2010).

4 C) Bioacústica

Usando a bioacústica, Ferreira et al. (2010) estudaram cinco morfoespécies diferentes do complexo de espécies *N. apicalis* provenientes da

FIGURA 15.6 – Porcentagem média de cada categoria de hidrocarbonetos cuticulares (HC) nos perfis químicos das diferentes morfoespécies do complexo *N. apicalis*. Modificado de Ferreira 2010.

Guiana Francesa e do México. Estes autores demonstraram que cada morfoespécie críptica estudada apresentava um órgão estridulatório morfologicamente distinto, e que todas as morfoespécies simpátricas emitiam sons distintos. A diferenciação observada para os órgãos estridulatórios não foi apenas em razão das diferenças alométricas entre os indivíduos, mas também às características intrínsecas das morfoespécies. Os sinais acústicos distintos produzidos, por sua vez, são o resultado desta especificidade morfológica juntamente com o comportamento da formiga para produção de estridulação. De fato, as interações competitivas interespecíficas em simpatria podem ter levado à seleção divergente, agindo em direções contrastantes entre morfoespécies. Em contraste, a semelhança observada entre os sinais acústicos produzidos por *N. apicalis* morfoespécie 3 e *N. cooki* (antes *P. apicalis* morfoespécie 5), apesar das diferenças observadas em seus órgãos estridulatórios, pode ser decorrente do fato de que a *N. apicalis* morfoespécie 3 é alopátrica (do México) e não está sujeita à mesma pressão de seleção como as outras morfoespécies simpátricas (da Guiana Francesa). Esse estudo fornece o primeiro registro de tal grau de especialização acústica em formigas filogeneticamente próximas, tanto ao nível do órgão de produção dos sons como do sinal produzido. Em alguns grupos de espécies simpátricas e/ou filogeneticamente próximas estudadas até agora (três espécies simpátricas de *Pogonomyrmex* ssp (MARKL et al., 1977), quatro espécies de *Messor* simpátricas (GRASSO et al., 1998, 2000), quatro *Ectatomma* Neotropical (PAVAN et al., 1997) e cinco *Myrmica* spp (BARBERO et al., 2009a, b) nenhuma diferença interespecífica proeminente pôde ser observada nas estruturas dos órgãos estridulatórios ou nas características dos sinais. A única especificidade já demonstrada nas estridulações das formigas foi no nível intraespecífico, entre as diferentes castas: para operárias maiores e menores em *Atta cephalotes* (MARKL, 1968) e gines e machos ou operárias em quatro espécies de *Messor* simpátricas (GRASSO et al., 2000). Barbero et al. (2009a, b) demonstraram que sinais acústicos carregam informações sobre a casta e o *status* de um membro da colônia em *Myrmica schencki* e provocam respostas comportamentais distintas pelas operárias em função da identidade do emissor.

Adicionalmente, variações no DNA mitocondrial corroboraram as diferenças acústicas observadas, confirmando a bioacústica como uma ferramenta útil para determinar espécies crípticas neste grupo de formigas e possivelmente em formigas que estridulam em geral (FERREIRA et al., 2010). Nas formigas, o mais importante canal de comunicação envolve pistas químicas e, em menor grau, táteis (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990, 2009). No entanto, a diferenciação clara e especificidade do aparelho estridulatório e sinais observados neste estudo, para um grupo de espécies com estase morfológica considerável, sugerem que a comunicação acústica pode ter um papel mais importante do que o geralmente pensado durante relações interespecíficas nestas formigas (FERREIRA, 2010; FERREIRA et al., 2010). Ainda neste grupo de formigas crípticas, os sinais acústicos talvez possam interagir com sinais táteis e químicos de maneiras diversas (BARBERO et al., 2009a), e uma sinergia entre informações de fontes distintas poderia assim melhorar a comunicação em diferentes contextos comportamentais.

Dessa forma, a corroboração de resultados morfológicos, químicos, acústicos e genéticos constitui provas suficientes para propor cada morfoespécie como uma nova espécie válida, sugerindo que o complexo de espécies *N. apicalis* contenha pelo menos 6 a 10 espécies, mesmo se elas apresentam diferentes níveis de divergência. Esses resultados destacam que os sinais químicos e acústicos das formigas podem ser altamente informativos, tanto para comunicação desses insetos quanto para taxonomistas integrativos.

5 Conclusão geral

As formigas poneromorfas exibem fenótipos sociais extremamente variados e essa variação não se correlaciona com as divisões taxonômicas das subfamílias neste grupo heterogêneo. Em relação a essa diversidade, foram observadas diferenças nos sinais utilizados nos sistemas de comunicação e suas respectivas modalidades. O uso dessa para melhorar o nosso conhecimento dos táxons basais deste grupo destacou ao mesmo tempo uma diversidade ainda maior nos traços de história de vida e permitiu começar a distinguir a importância relativa da flexibilidade nos sistemas de comunicação e no comportamento das espécies, em vez de uma seleção de traços mais rígidos dentro de cada táxon/população. As poneromorfas foram artificialmente agrupadas com base em características morfológicas e comportamentais consideradas ancestrais. Agora, é bem claro que

englobar as subfamílias incluídas nas poneromorfas, inclusive consideradas individualmente, em uma suposta simplicidade dos fenótipos comportamentais é uma aberração. De forma paralela, destacar a diversidade dos sinais e das modalidades de comunicação, como existe no complexo *Neoponera apicalis* para estridulações e os perfis químicos, intensifica a necessidade de mais estudos para explorar a função destes sinais, ainda insuficientemente conhecida.

Neste capítulo, vimos que certas constantes caracterizam as pressões envolvidas no estabelecimento dos comportamentos e dos sistemas de comunicação associados. Um desses componentes importantes é a relação custo/benefício na expressão dos comportamentos, bem como a economia nos processos cognitivos. Assim, no contexto do reconhecimento colonial, a intensidade da competição irá modular a expressão dos comportamentos, principalmente em função dos custos relacionados a uma discriminação agressiva de colônias estrangeiras. As imagens de referência e os limiares associados também podem mudar dependendo da estrutura das colônias (polidomia, poliginia). O exemplo desenvolvido na terceira seção deste capítulo mostra também como uma forte ligação entre circuitos fisiológicos envolvidos no desenvolvimento ovariano e na síntese de alguns compostos cuticulares permitiu a cooptação destes em um sistema de comunicação para o estabelecimento de hierarquias de dominância, fenótipo comportamental crucial para a capacidade de a colônia conseguir uma rápida resolução do conflito, em resposta a uma pressão de seleção drástica (a produção de machos é fortemente restrita em um curto espaço de tempo). A importância destes compostos, sinais honestos de fertilidade, parece se generalizar para a regulação da reprodução em *N. apicalis* durante todo o ciclo colonial e é provável que esses mecanismos sejam também encontrados em outras espécies que enfrentam as mesmas pressões de seleção.

Entre as poneromorfas, existe uma baixa diversificação morfológica entre as operárias e a preponderância de comportamentos individuais em vez de comportamentos coletivos, especialmente no forrageamento, o que pode sugerir que os mecanismos de tomada de decisões comportamentais também são baseados em regras mais simples e cognitivamente menos dispendiosas do que em espécies com características mais derivadas. Em vez disso, é necessário observar que estas características são de fato associadas com uma maior flexibilidade comportamental de cada indivíduo. Isso gera uma necessidade maior de tomada de informações na ausência de integração da informação coletiva tão eficaz como em outros táxons em que a divisão do trabalho é mais rígida e onde mecanismos coletivos de tomada de decisão, como o uso de pistas de recrutamento, aliviam a pressão sobre as necessidades de habilidades cognitivas individuais altas. É obviamente difícil concluir positivamente sobre a influência de uma especialização no comportamento em vez de manter a flexibilidade sobre as habilidades cognitivas e a complexidade neuronal associada. É provável, no entanto, que a flexibilidade permita a seleção de mecanismos variados, dependendo dos traços de história de vida. Esta área é para explorar em especial os mecanismos neurais associados e sua comparação entre táxons. Podemos, entretanto, observar em *Harpegnatos saltator* que a ontogenia dos indivíduos e seu papel na hierarquia de dominância da colônia influenciam as taxas de neuro-hormônios que circulam no cérebro (PENICK et al., 2014) e numerosos estudos têm demonstrado alterações da morfologia e do volume cerebral com base nas castas comportamentais e na experiência associada (GRONENBERG, 2008; GRONENBERG; LIEBIG, 1999; MUSCEDERE; TRANIELLO, 2012), abrindo a possibilidade nas poneromorfas de uma plasticidade neural importante. Por outro lado, as pressões de seleção influindo sobre as tomadas de decisões podem, influenciar os sistemas de reconhecimento e comunicação e, portanto, a confiabilidade dos sinais subjacentes. Em *N. apicalis*, Yagound et al. (2014) mostraram que a forte ligação entre certos compostos cuticulares, a fisiologia e o *status* de dominância permitia a regulação da reprodução entre operárias de uma forma econômica, usando uma análise quantitativa de um sinal químico que funcionalmente pode indicar o nível de fertilidade de todos os indivíduos. Estes sinais parecem geralmente ser mantidos entre as espécies, sugerindo uma propriedade de honestidade, mas sua natureza exata varia de uma espécie para outra (YAGOUND, 2014). Isto sugere que os sinais, as competências cognitivas e os comportamentos associados são intimamente ligados e restringidos por outras pressões de seleção, e não necessariamente a social. Essas pressões de seleção podem ser independentes do comportamento envolvido, como, a influência do ambiente sobre as necessidades hídricas e a prevenção da desidratação que influenciam os compostos despostos sobre

a cutícula. Essas restrições também podem estar vinculadas à necessidade de adaptar o comportamento às pressões de origem biótica (por exemplo, com base na competição intraespecífica e a necessidade de modular as relações entre colônias), bem como às estratégias reprodutivas específicas de cada espécie em relação à sua ecologia (poliginia, polidomia, etc.). Sugerimos, então, que as pressões ecológicas interagem com o comportamento e os diferentes sistemas de comunicação para causar o aparecimento de fenótipos sociais diversificados dentro de clados ainda filogeneticamente próximos, como é o caso de *Neoponera apicalis*. Assim, devem ser intensificados os estudos etológicos sobre estes modelos para compreender como a diversidade destes fenótipos está ocorrendo: pela evolução de mecanismos cognitivos diferentes ou pela modulação dos mecanismos mais gerais que envolvem a evolução de sinais específicos e/ou o ajuste dos níveis de motivação e limiares de respostas.

Às vezes considerado como estereotipado, o comportamento das formigas revela efetivamente mais sutileza na sua expressão, variando com o contexto e a experiência individual, e é possível que alterações mais ou menos empurradas dessa flexibilidade permitam a seleção e expressão de comportamentos integrados na resposta adaptativa de cada espécie para as pressões ecológicas de natureza múltipla (competição, utilização dos recursos, reprodução). Por causa dos recentes desenvolvimentos no conhecimento de sua taxonomia e diversidade comportamental, as formigas poneromorfas são, portanto, certamente um modelo promissor para estudos comparativos que unem a ecologia e a filogenia na compreensão da evolução do comportamento social e sua diversidade. Assim, um conhecimento mais aprofundado dos mecanismos envolvidos nos sistemas de comunicação é fundamental, e parece mais uma vez que a abordagem etológica combinando causa, ontogenia, função e evolução continua a ser a melhor maneira de entender a natureza, a transmissão e a integração das informações na sua origem.

6 Agradecimentos

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão do financiamento PRONEX FAPESB/CNPq PNX0011/2009. Ao CNPq, pela concessão do financiamento de projeto MCTI/CNPq/Universal 14/2014 Processo 458736/2014-7 a Nicolas Châline e pela bolsa de mestrado (processo 133213/2015-3) a Janiele Pereira da Silva. Ao Ministère de l'Education nationale, de l'Enseignement supérieur et de la Recherche pela concessão da bolsa de doutorado a Boris Yagound. A Janiceia Pereira da Silva e Tiago Falcon pela revisão do manuscrito.

7 Referências

AKINO, T.; YAMAMURA, K.; WAKAMURA, S.; YAMAOKA, R. Direct behavioral evidence for hydrocarbons as nestmate recognition cues in *Formica japonica* (Hymenoptera: Formicidae). **Applied Entomology and Zoology,** v. 39, n. 3, p. 381-387, 2004.

AKINO, T.; TERAYAMA, M.; WAKAMURA, S.; YAMAOKA, R. Intraspecific variation of cuticular hydrocarbon composition in *Formica japonica* Motschoulsky (Hymenoptera: Formicidae). **Zoological Science**, v. 19, p. 1155-1165, 2002.

ANGULO, A.; REICHLE, S. Acoustic signals, species diagnosis, and species concepts: the case of a new cryptic species of *Leptodactylus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from the Chapare region, Bolivia. **Zoological Jounal of the Linnean Society**, v. 152, p. 59-77, 2008.

BAGNÈRES, A. G.; MORGAN, E. D.; CLÉMENT, J. L. Species-specific secretions of the Dufour gland of three species of formicine ants (Hymenoptera: Formicidae). **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 19, p. 25-33, 1991.

BAGNÈRES, A. G.; WICKER-THOMAS, C. Chemical taxonomy with hydrocarbons. In: BLOMQUIST, G. J.; BAGNIÈRES, A. G. **Insect hydrocarbons: biology, biochemistry, and chemical ecology**. Cambridge: Cambridge University Press, p. 121-162. 2010.

BARBERO, F.; BONELLI, S.; THOMAS, J. A.; BALLETTO, E.; SCHÖNROGGE, K. Acoustical mimicry in a predatory social parasite of ants. **Journal of Experimental Biology**, v. 212, p. 4084-4090, 2009.

BARBERO, F.; THOMAS, J. A.; BONELLI, S.; BALLETTO, E.; SCHÖNROGGE, K. Queen ants make distinctive sounds that are mimicked by a butterfly social parasite. **Science**, v. 323, p. 782-785, 2009.

BARNARD, C. J.; BURK, T. Dominance hierarchies and the evolution of "individual recognition". **Journal of Theoretical Biology**, v. 81, p. 65-73, 1979.

BARONI-URBANI, C.; BUSER, M. W.; SCHILLIGER, E. Substrate vibration during recruitment in ant social organization. **Insectes Sociaux**, v. 35, p. 241-250, 1988.

BEEKMAN, M.; KOMDEUR, J.; RATNIEKS, F. L. W. Reproductive conflicts in social animals: who has power? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, p. 277-282, 2003.

BEEKMAN, M.; RATNIEKS, F. L. W. Power over reproduction in social Hymenoptera. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 358, p. 1741-1753, 2003.

BERNASCONI, G.; STRASSMANN, J. E. Cooperation among unrelated individuals: the ant foundress case. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 14, p. 477-482, 1999.

BICKFORD, D.; LOHMAN, D. J.; SODHI, N. S.; NG, P. K.; MEIER, R.; WINKER, K; INGRAM, K. K.; DAS, I. Cryptic species as a window on diversity and conservation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 22, p. 148-155, 2007.

BILLEN, J. Signal variety and communication in social insects. **Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting**, v. 17, p. 9-15, 2006.

BILLEN, J.; MORGAN, E. D. Pheromone communication in social insects: sources and secretions. In: VANDER MEER, R. K.; BREED, M. D.; ESPELIE, K. E.; WINSTON, M. L. (Eds.). **Pheromone communication in social insects**. Westview Press, Boulder e Oxford, 1998. p. 3-33.

BLACHER, P.; LECOUTEY, E.; FRESNEAU, D.; NOWBAHARI, E. Reproductive hierarchies and status discrimination in orphaned colonies of *Pachycondyla apicalis* ants. **Animal Behaviour**, v. 79, p. 99-105, 2010.

BLOMQUIST, G. J.; BAGNÈRES, A. G. (Eds.). **Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology**. Cambridge: Cambridge University Press, 2010.

BOS, N.; D'ETTORRE, P. Recognition of social identity in ants. **Frontiers in Psychology**, v. 3, p. 83, 2012.

BOS, N.; GRINSTED, L.; HOLMAN, L. Wax on, wax off: nest soil facilitates indirect transfer of recognition cues between ant nestmates. **PLoS One**, v. 6, n. 4, e19435, 2011.

BOURKE, A. F. G. Worker reproduction in the higher eusocial Hymenoptera. **Quarterly Review of Biology**, v. 63, p. 291-311, 1988.

BOURKE, A. F. G.; FRANKS, N. R. **Social Evolution in Ants**. Princeton: Princeton University Press, 1995.

BRANDSTAETTER, A. S.; RÖSSLER, W.; KLEINEIDAM, C. J. Friends and foes from an ant brain's point of view–neuronal correlates of colony odors in a social insect. **PLoS One**, v. 6, e21383, 2011.

BREED, M. D.; SNYDER, L. E.; LYNN, T. L.; MORHART, J. A. Acquired chemical camouflage in a tropical ant. **Animal Behaviour**, v. 44, p. 519-523, 1992.

BREED, M. D.; MCGLYNN, T. P.; STOCKER, E. M.; KLEIN, A. N. Thief workers and variation in nestmate recognition behavior in a ponerine ant *Ectatomma ruidum*. **Insectes Sociaux**, v. 46, p. 327-331, 1999.

BREED, M. D. ABEL, P.; BLEUZE, T. J.; DENTON, S. E. Thievery, home ranges, and nestmate recognition in *Ectatomma ruidum*. **Oecologia**, v. 84, p. 117-121, 1990.

BROZA, M.; BLONDHEIM, Y.; NEVO, E. New species of more crickets of the *Gryllotalpa gryllotalpa* group (Orthoptera: Gryllotalpidae) from Israel, based on morphology, song recordings, chromosomes and cuticular hydrocarbons, with comments on the distribution of the group in Europe and the Mediterranean region. **Systematic Entomology**, v. 23, p. 125-135, 1998.

BRUSCHINI, C.; CERVO, R.; DANI, F. R.; TURILLAZZI, S. Can venom volatile be a taxonomic tool for *Polistes* wasps (Hymenoptera, Vespidae)? **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 45, p. 202-205, 2007.

CADE, W. H.; OTTE, D. *Gryllustexensis* n. sp.: A widely studied field cricket (Orthoptera; Gryllidae) from the southern United States. **Transactions of the American Entomological Society**, v. 126, p. 117-123, 2000.

CARLSON, D. A.; ROUBIK, D. W.; MILSTREY, K. Distinctive hydrocarbons among giant honey bees, the *Apis dorsata* group (Hymenoptera: Apidae). **Apidologie**, v. 22, p. 169-181, 1991.

CHASE, I. D.; BARTOLOMEO, C.; DUGATKIN, L. A. Aggressive interactions and inter-contest interval: how long do winners keep winning? **Animal Behaviour**, v. 48, p. 393-400, 1994.

CHASE, I. D.; SEITZ, K. Self-structuring properties of dominance hierarchies: a new perspective. **Advances in Genetics**, v. 75, p. 51-81, 2011.

CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. Species in insect herbivores and parasitoids - sibling species, host races and biotypes. In: CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. **Species: The Units of Biodiversity**. Chapman & Hall, 1997. p. 247-272.

CLÉMENT, J. L. ; BAGNÈRES, A. G.; UVA, P.; WILFERT, L.; QUINTANA, A.; REINHARD, J.; DRONNET, S. Biosystematics of *Reticulitermes* termites in Europe. Morphological, chemical, molecular data. **Insectes Sociaux**, v. 202-215, p. 48, 2001.

CRONIN, A. L.; MOLET, M.; DOUMS, C.; MONNIN, T.; PEETERS, C. Recurrent evolution of dependent colony foundation across eusocial insects. **Annual Review of Entomology**, v. 58, p. 37-55, 2013.

CROZIER, R.; DIX, M. Analysis of two genetic models for the innate components of colony odor in social Hymenoptera. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 4, p. 217-224, 1979.

CUSHING, P. E. Myrmecomorphy and myrmecophily in spiders: A review. **Florida Entomologist**, v. 80, p. 165-193, 1997.

CUVILLIER-HOT, V.; LENOIR, A.; CREWE, R.; MALOSSE, C.; PEETERS, C. Fertility signalling and reproductive skew in queenless ants. **Animal Behaviour**, v. 68, p. 1209-1219, 2004a.

CUVILLIER-HOT, V.; COBB, M.; MALOSSE, C.; PEETERS, C. Sex, age and ovarian activity affect cuticular hydrocarbons in *Diacamma ceylonense*, a queenless ant. **Journal of Insect Physiology**, v. 47, p. 485-493, 2001.

CUVILLIER-HOT, V.; LENOIR, A. Biogenic amine levels, reproduction and social dominance in the queenless ant *Streblognathus peetersi*. **Naturwissenschaften**, v. 93, p. 149-153, 2006.

CUVILLIER-HOT, V.; LENOIR, A.; PEETERS, C. Reproductive monopoly enforced by sterile police workers in a queenless ant. **Behavioral Ecology**, v. 15, p. 970-975, 2004b.

D'ETTORRE, P.; HEINZE, J.; SCHULZ, C.; FRANCKE, W.; AYASSE, M. Does she smell like a queen? Chemoreception of a cuticular hydrocarbon signal in the ant *Pachycondyla inversa*. **Journal of Experimental Biology**, v. 207, p. 1085-1091, 2004.

D'ETTORRE, P.; HEINZE, J. Individual recognition in ant queens. **Current Biology**, v. 15, p. 2170-2174, 2005.

DAHBI, A.; HEFETZ, A.; LENOIR, A. Chemotaxonomy of some Cataglyphis ants from Morocco and Burkina Faso. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 36, p. 564-572, 2008.

DE QUEIROZ, K. Species concepts and species delimitation. **Systematic Biology**, v. 56, p. 879-886, 2007.

DELABIE, J. H. C.; MARIANO, C. D. S. F.; MENDES, L. F.; DAS GRAÇAS POMPOLO, S.; FRESNEAU, D. Problemas apontados por estudos morfológicos, ecológicos e citogenéticos no gênero *Pachycondyla* na região Neotropical: o caso do complexo *apicalis*. In: VILELA, E. F.; SANTOS, I. A.; SCHOEREDER, J. H.; CAMPOS, L. A. O.; SERRÃO, J. E. **Insetos Sociais: da Biologia à Aplicação**. Viçosa: Editora UFV, 2008. p. 197-222.

DELATTRE, O.; CHÂLINE, N.; CHAMERON, S.; LECOUTEY, E.; JAISSON, P. Social parasite pressure affects brood discrimination of host species in *Temnothorax* ants. **Animal Behaviour**, v. 84, n. 2, p. 445-450, 2012.

DENIS, D.; ORIVEL, J.; HORA, R. R.; CHAMERON, S.; FRESNEAU, D. First record of polydomy in a monogynous ponerine ant: a means to allow emigration between *Pachycondyla goeldii* nests. **Journal of insect behavior**, v. 19, p. 279-291, 2006.

DENIS, D.; BLATRIX, R.; FRESNEAU, D. How an ant manages to display individual and colonial signals by using the same channel. **Journal of Chemical Ecology**, v. 32, p. 1647-1661, 2006.

DETRAIN, C.; DENEUBOURG, J. L. Self-organized structures in a superorganism: do ants "behave" like molecules? **Physics of Life Reviews**, v. 3, p. 162-187, 2006.

D'ETTORRE, P.; LENOIR, A. Nestmate Recognition. In: LACH, L.; PARR, C.; ABBOTT, K. **Ant Ecology**. USA: Oxford University Press, 2010. p. 194-208.

DEVRIES, P. J. Call production by myrmecophilous riodinid and lycaenid butterfly caterpillars (Lepidoptera): morphological, acoustical, functional, and evolutionary patterns. **American Museum Novitates**, v. 3025, p. 1-23, 1991.

DEVRIES, P. J. Enhancement of symbioses between butterfly caterpillars and ants by vibrational communication. **Science**, v. 248, p. 1104-1106, 1990.

DIETEMANN, V.; PEETERS, C.; LIEBIG, J.; THIVET, V.; HÖLLDOBLER, B. Cuticular hydrocarbons mediate discrimination of reproductives and nonreproductives in the ant *Myrmecia gulosa*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 100, n. 18, p. 10341-10346, 2003.

DIETEMANN, V.; PEETERS, C. Queen influence on the shift from trophic to reproductive eggs laid by workers of the ponerine ant *Pachycondyla apicalis*. **Insectes Sociaux**, v. 47, p. 223-228, 2000.

DIMARCO, R. D.; FARJI-BRENER, A. G.; PREMOLI, A. C. Dear enemy phenomenon in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*: behavioral and genetic evidence. **Behavioral Ecology**, v. 21, n. 2, p. 304-310, 2010.

DOWNS, S. G.; RATNIEKS, F. L. W. Adaptive shifts in honey bee (*Apis mellifera* L.) guarding behavior support predictions of the acceptance threshold model. **Behavioral Ecology**, v. 11, n. 3, p. 326-333, 2000.

DREIER, S.; VAN ZWEDEN, J. S.; D'ETTORRE, P. Long-term memory of individual identity in ant queens. **Biology Letters**, v. 3, p. 459-462, 2007.

DRESCHER, J.; BLÜTHGEN, N.; SCHMITT, T.; BÜHLER, J.; FELDHAAR, H. Societies drifting apart? Behavioural, genetic and chemical differentiation between supercolonies in the yellow crazy ant *Anoplolepis gracilipes*. **PLoS One**, v. 5, p. e13581, 2010.

DRONNET, S.; LOHOU, C.; CHRISTIDES, J. P.; BAGNÈRES, A. G. Cuticular hydrocarbon composition reflects genetic relationship among colonies of the introduced termite *Reticulitermes santonensis* Feytaud. **Journal of Chemical Ecology**, v. 32, p. 1027-1042, 2006.

DUGATKIN, L. A. Winner and loser effects and the structure of dominance hierarchies. **Behavioral Ecology**, v. 8, p. 583-587, 1997.

DUGATKIN, L. A.; EARLEY, R. L. Individual recognition, dominance hierarchies and winner and loser effects. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 271, p. 1537-1540, 2004.

ELMES, G. W.; AKINO, T.; THOMAS, J.; CLARKE, R.; KNAPP, J. Interspecific differences in cuticular hydrocarbon profiles of *Myrmica* ants are sufficiently consistent to explain host specificity by *Maculinea* (large blue) butterflies. **Oecologia**, v. 130, p. 525-535, 2002.

EMERY, C. Voyage de M. E. Simon au Venezuela (Décembre 1887 - Avril 1888). Formicides. **Annales de la Société entomologique de France**, v. 10, p. 55-76, 1890.

ERPENBECK, D.; VAN SOEST, R. W. Status and perspective of sponge chemosystematics. **Marine Biotechnology**, v. 9, p. 2-19, 2007.

ERRARD, C.; HEFETZ, A.; JAISSON, P. Social discrimination tuning in ants: template formation and chemical similarity. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 59, p. 353-363, 2006.

EVISON, S. F.; FERREIRA, R. S.; D'ETTORRE, P.; FRESNEAU, D.; POTEAUX, C. Chemical signature and reproductive status in the facultatively polygynous ant *Pachycondyla verenae*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 38, p. 1441-1449, 2012.

FERREIRA, R. S. **Diversité cryptique, bioacoustique et interactions intra et interspécifiques dans le complexe d'espèces primitives Néotropicales *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae)**. Thèse de Doctorat en Éthologie - Université Paris 13. Villetaneuse: France, 2010.

FERREIRA, R. S.; POTEAUX, C.; DELABIE, J. H. C.; FRESNEAU, D.; RYBAK, F. Stridulations reveal cryptic speciation in Neotropical sympatric ants. **PLoS One**, v. 5, p. e15363, 2010.

FERREIRA, R. S.; FRESNEAU, D. Stridulations: Le chant méconnu des fourmis. In: MEGHERBI, H.; FOURMENT, M. C. **Langages Cahiers de l'Infantile**. Paris: L'Harmattan, p. 71-91. 2009.

FOITZIK, S.; FRÖBA, J.; RÜGER, M. H.; WITTE, V. Competition over workers: fertility signalling in wingless queens of *Hypoponera opacior*. **Insectes Sociaux**, v. 58, p. 271-278, 2011.

FOLGARAIT, P. J. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. **Biodiversity and Conservation**, v. 7, p. 1221-1244, 1998.

FOREL, A. Glanures myrmécologiques en 1922. **Revue Suisse de Zoologie** , v. 30, p. 87-102, 1922.

FRESNEAU, D. Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. **Insectes Sociaux**, v. 32, n. 2, p. 109-116, 1985.

FRESNEAU, D. **Biologie et comportement social d'une fourmi ponérine Néotropicale *Pachycondyla apicalis***. Villetaneuse, France: Thèse de Doctorat d'État, Université Paris 13. 1994.

GAMBOA, G.; REEVE, H. K.; PFENNIG, D. The evolution and ontogeny of nestmate recognition in social wasps. **Annual Review of Entomology**, v. 31, p. 431-454, 1986.

GHEUSI, G.; BLUTHÉ, R. M.; GOODALL, G.; DANTZER, R. Social and individual recognition in rodents: methodological aspects and neurobiological bases. **Behavioural Processes**, v. 33, p. 59-87, 1994.

GIRAUD, T.; BLATRIX, R.; POTEAUX, C.; SOLIGNAC, M.; JAISSON, P. Population structure and mating biology of the polygynous ponerine ant *Gnamptogenys striatula* in Brazil. **Molecular Ecology**, v. 9, p. 1835-1841, 2000.

GOBIN, B.; HEINZE, J.; STRÄTZ, M.; ROCES, F. The energetic cost of reproductive conflicts in the ant *Pachycondyla obscuricornis*. **Journal of Insect Physiology**, v. 49, p. 747-752, 2003.

GORDON, D. M. Ants distinguish neighbors from strangers. **Oecologia**, v. 81, p. 198-200, 1989.

GRASSO, D. A.; PRIANO, M.; PAVAN, G.; MORI, A.; LE MOLI, F. Stridulation in four species of *Messor* ants (Hymenoptera, Formicidae). **Italian Journal of Zoology**, v. 67, p. 281-283, 2000.

GRASSO, D. A.; MORI, A.; LE MOU, F.; GIOVANNOTTI, M.; FANFANI, A. The stridulatory organ of four *Messor* ant species (Hymenoptera, Formicidae). **Italian Journal of Zoology**, v. 65, p. 167-174, 1998.

GRONENBERG, W. Structure and function of ant (Hymenoptera: Formicidae) brains: Strength in numbers. **Myrmecological News**, v. 11, p. 25-36, 2008.

GRONENBERG, W.; LIEBIG, J. Smaller brains and optic lobes in reproductive workers of the ant *Harpegnathos saltator*. **Naturwissenschaften**, v. 86, p. 343-345, 1999.

GUERRIERI, F. J.; NEHRING, V.; JØRGENSEN, C. G.; NIELSEN, J.; GALIZIA, C. G.; D'ETTORRE, P. Ants recognize foes and not friends. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 276, n. 1666, p. 2461-2468, 2009.

GUILLEM, R.; DRIJFHOUT, F.; MARTIN, S. J. Using chemotaxonomy of host ants to help conserve the large blue butterfly. **Biological Conservation**, v. 148, p. 39-43, 2012.

HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behaviour. **Journal of theoretical biology**, v. 7, p. 1-16, 1964.

HAMMOND, R. L.; KELLER, L. Conflict over male parentage in social insects. **PLoS Biology**, v. 2, p. 1472-1482, 2004.

HARTFELDER, K. Insect juvenile hormone: from "status quo" to high society. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, v. 33, p. 157-177, 2000.

HARTMANN, A.; D'ETTORRE, P.; JONES, G. R.; HEINZE, J. Fertility signalling–the proximate mechanism of worker policing in a clonal ant. **Naturwissenschaften**, v. 92, p. 282-286, 2005.

HAUBER, M. E.; SHERMAN, P. W. Self-referent phenotype matching: theoretical considerations and empirical evidence. **Trends in Neurosciences**, v. 10, n. 24, p. 609-616, 2001.

HAVERTY, M. I.; NELSON, L. J. *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) in Arizona: multiple cuticular hydrocarbon phenotypes indicate additional taxa. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 100, p. 206-221, 2007.

HEBERT, P. D. N.; PENTON, E. H.; BURNS, J. M.; JANZEN, D. H.; HALLWACHS, W. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 101, p. 14812–14817, 2004.

HEFETZ, A.; SOROKER, V.; DAHBI, A.; MALHERBE, M. C.; FRESNEAU, D. The front basitarsal brush in *Pachycondyla apicalis* and its role in hydrocarbon circulation. **Chemoecology**, v. 11, n. 1, p. 17-24, 2001.

HEINZE, J.; FOITZIK, S.; HIPPERT, A.; HOLLDOBLER, B. Apparent dear-enemy phenomenon and environment-based recognition cues in the ant *Leptothorax nylanderi*. **Ethology**, v. 102, n. 6, p. 510-522, 1996.

HEINZE, J.; TRUNZER, B.; HÖLLDOBLER, B.; DELABIE, J. H. C.. Reproductive skew and queen relatedness in an ant with primary polygyny. **Insectes Sociaux**, v. 48, p. 149-153, 2001.

HEINZE, J.; D'ETTORRE, P. Honest and dishonest communication in social Hymenoptera. **Journal of Experimental Biology**, v. 212, p. 1775-1779, 2009.

HEINZE, J.; HÖLLDOBLER, B.; PEETERS, C. Conflict and cooperation in ant societies. **Naturwissenschaften**, v. 81, p. 489-497, 1994.

HEINZE, J.; STENGL, B.; SLEDGE, M. F. Worker rank, reproductive status and cuticular hydrocarbon signature in the ant, *Pachycondyla* cf. *inversa*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 52, p. 59-65, 2002.

HELANTERÄ, H.; HELANTERÄ, H.; AEHLE, O.; ROUX, M.; HEINZE, J.; D'ETTORRE, P. Family-based guilds in the ant *Pachycondyla inversa*. **Biology Letters**, v. 9, p. 20130125, 2013.

HEMELRIJK, C. K. Towards the integration of social dominance and spatial structure. **Animal Behaviour**, v. 59, p. 1035-1048, 2000.

HENRY, C. S. Singing and cryptic speciation in insects. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 9, p. 388-392, 1994.

HEPPER, P. G. **Kin Recognition**. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. 457 p.

HEY, J. On the failure of modern species concepts. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, p. 447-450, 2006.

HÖLLDOBLER, B.; JANSSEN, E.; BESTMANN, H. J.; KERN, F.; LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S.; KÖNIG, W. A.. Communication in the migratory termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata* (Formicidae, Ponerinae). **Journal of Comparative Physiology A**, v. 178, n. 1, p. 47-53, 1996.

HÖLLDOBLER, B. Multimodal signals in ant communication. **Journal of Comparative Physiology A.**, v. 184, p. 129-141, 1999.

HÖLLDOBLER, B.; STANTON, R. C.; MARKL, H. Recruitment and food-retrieving behavior in *Novomessor* (Formicidae, Hymenoptera). I. Chemical signals. **Behavioural Ecology and Sociobiology**, v. 4, p. 163-181, 1978.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants.** Cambridge: Harvard University Press, 1990.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Superorganism: the Beauty, Elegance and Strangeness of Insects Societies**. New York: W.W. Norton and Company, 2009. 576 p.

HORA, R. R.; IONESCU-HIRSH, A.; SIMON, T.; DELABIE, J.; ROBERT, J.; FRESNEAU, D.; HEFETZ, A. Postmating changes in cuticular chemistry and visual appearance in *Ectatomma tuberculatum* queens (Formicidae: Ectatomminae). **Naturwissenschaften**, v. 95, p. 55-60, 2008.

HOWARD, R. W.; BLOMQUIST, G. J. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. **Annual Review of Entomology**, v. 50, p. 371-393, 2005.

HSU, Y.; EARLEY, R. L.; WOLF, L. L. Modulation of aggressive behaviour by fighting experience: mechanisms and contest outcomes. **Biological Reviews**, v. 81, p. 33-74, 2006.

HURD, P. L. Resource holding potential, subjective resource value, and game theoretical models of aggressiveness signaling. **Journal of Theoretical Biology**, v. 241, p. 639-648, 2006.

ISINGRINI, M.; LENOIR, A.; JAISSON, P. Preimaginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant *Cataglyphis cursor*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 82, p. 8545-8547, 1985.

ITO, F.; HIGASHI, S. A linear dominance hierarchy regulating reproduction and polyethism of the queenless ant *Pachycondyla sublaevis*. **Naturwissenschaften**, v. 78, p. 80-82, 1991.

JACKSON, D. E.; RATNIEKS, F. L. W. Communication in ants. **Current Biology**, v. 16, n. 15, p. R570-R574, 2006.

JAISSON, P. L'imprégnation dans l'ontogenèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune fourmi rousse (*Formica polyctena* Forst.). **Behaviour**, v. 52, p. 1-37, 1975.

JAISSON, P.; FRESNEAU, D. The sensitivity and responsiveness of ants *Formica polyctena* to their cocoons in relation to age and methods of measurement. **Animal Behaviour**, v. 26, p. 1064-1071, 1978.

JERAL, J. M.; BREED, M. D.; HIBBARD, B. E. Thief ants have reduced quantities of cuticular compounds in a ponerine ant, *Ectatomma ruidum*. **Physiological Entomology**, v. 22, p. 207-211, 1997.

JONES, T. H.; ZOTTIG, V. E.; ROBERTSON, H. G.; SNELLING, R. R. The venom alkaloids from some African *Monomorium* species. **Journal of Chemical Ecology**, v. 29, p. 2721-2727, 2003.

KAIB, M.; BRANDL, R.; BAGINE, R. K. N. Cuticular hydrocarbon profiles: a valuable tool in termite taxonomy. **Naturwissenschaften**, v. 78, p. 176-179, 1991.

KAMHI, J. F.; TRANIELLO, J. F. Biogenic amines and collective organization in a superorganism: neuromodulation of social behavior in ants. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 82, p. 220-236, 2013.

KATHER, R.; MARTIN, S. J. Cuticular hydrocarbon profiles as a taxonomic tool: advantages, limitations and technical aspects. **Physiological Entomology**, v. 37, p. 25-32, 2012.

KATZAV-GOZANSKY, T.; BOULAY, R.; VANDER MEER, R.; HEFETZ, A. In nest environment modulates nestmate recognition in the ant *Camponotus fellah*. **Naturwissenschaften**, v. 91, p. 186-190, 2004.

KATZAV-GOZANSKY, T.; BOULAY, R.; IONESCU-HIRSH, A.; HEFETZ, A. Nest volatiles as modulators of nestmate recognition in the ant *Camponotus fellah*. **Journal of Insect Physiology**, v. 54, n. 2, p. 378-385, 2007.

KELLER, L.; NONACS, P. The role of queen pheromones in social insects: queen control or queen signal? **Animal Behaviour**, v. 45, p. 787-794, 1993.

KELLNER, K.; TRINDL, A.; HEINZE, J.; D'ETTORRE, P. Polygyny and polyandry in small ant societies. **Molecular Ecology**, v. 16, p. 2363-2369, 2007.

KERMARREC, A.; MAULÉON, H.; ANTUN, A. A. La stridulation de *Acromyrmex octospinosus* Reich. (Formicidae, Attini): biométrie de l'appareil stridulateur et analyse du signal produit. **Insectes Sociaux**, v. 23, p. 29-47, 1976.

KNADEN, M.; WEHNER, R. Nest defense and conspecific enemy recognition in the desert ant *Cataglyphis fortis*. **Journal of Insect Behavior**, v. 16, n. 5, p. 717-730, 2003.

KNADEN, M.; WEHNER, R. Path integration in desert ants controls aggressiveness. **Science**, v. 305, p. 60, 2004.

KOCHER, S.; GROZINGER, C. Cooperation, conflict, and the evolution of queen pheromones. **Journal of Chemical Ecology**, v. 37, p. 1263-1275, 2011.

KOLMER, K.; HEINZE, J. Rank orders and division of labour among unrelated cofounding ant queens. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 267, p. 1729-1734, 2000.

KUKUK, P. F.; BREED, M. D.; SOBTI, A.; BELL, W. J. Contributions of kinship and conditioning to nest recognition and colony member recognition in a primitively eusocial bee, *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera-Halictidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 2, n. 3, p. 319-327, 1977.

LAHAV, S.; SOROKER, V.; HEFETZ, A.; VANDER MEER, R. K. Direct behavioral evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. **Naturwissenschaften**, v. 86, n. 5, p. 246-249, 1999.

LAHAV, S.; SOROKER, V.; VANDER MEER, R. K.; HEFETZ, A. Segregation of colony odor in the desert ant *Cataglyphis niger*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 27, p. 927-943, 2001.

LANGEN, T. A.; TRIPET, F.; NONACS, P. The red and the black: habituation and the dear-enemy phenomenon in two desert *Pheidole* ants. **Behavioral Ecology & Sociobiology**, v. 48, p. 285-292, 2000.

LATREILLE, P. A. **Histoire naturelle des fourmis, et recueil de mémoires et d'observations sur les abeilles, les araignées, les faucheurs, et autres insectes**. Paris: De Crapelet (chez T. Barrois), 1802. 445 p.

LE CONTE, Y.; HEFETZ, A. Primer pheromones in social Hymenoptera. **Annual Review of Entomology**, v. 53, p. 523-542, 2008.

LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 37, p. 373-383, 1995.

LENOIR, A.; FRESNEAU, D.; ERRARD, C.; HEFETZ, A. Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. **Information Processing in Social Insects**. Basel, Birkhäuser Verlag, p. 219-237, 1999.

LEONHARDT, S. D.; BRANDSTAETTER, A. S.; KLEINEIDAM, C. J. Reformation process of the neuronal template for nestmate-recognition cues in the carpenter ant *Camponotus floridanus*. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 193, n. 9, p. 993-1000, 2007.

LEONHARDT, S. D.; RASMUSSEN, C.; SCHMITT, T. Genes versus environment: geography and phylogenetic relationships shape the chemical profiles of stingless bees on a global scale. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, p. 20130680, 2013.

LIEBERT, A. E.; STARKS, P. T. The action component of recognition systems: a focus on the response. **Annales Zoologici Fennici**, v. 41, p. 747-764, 2004.

LIEBIG, J.; PEETERS, C.; OLDHAM, N. J.; MARKSTÄDTER, C.; HÖLLDOBLER, B. Are variations in cuticular hydrocarbons of queens and workers a reliable signal of fertility in the ant *Harpegnathos saltator*? **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 97, p. 4124-4131, 2000.

LIEBIG, J. Hydrocarbon profiles indicate fertility and dominance status in ant, bee, and wasp colonies. In: BLOMQUIST, G. J.; BAGNIÈRES, A. G. **Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology**. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. p. 254-281.

LOMMELEN, E.; WENSELEERS, T.; JOHNSON, C. A.; DRIJFHOUT, F. P.; BILLEN, J.; GOBIN, B. A combination of fertility signals and aggression regulates reproduction in the ant *Gnamptogenys striatula*. **Journal of Insect Behavior**, v. 23, p. 236-249, 2010.

LOMMELEN, E.; JOHNSON, C. A.; DRIJFHOUT, F. P.; BILLEN, J.; WENSELEERS, T.; GOBIN, B. Cuticular hydrocarbons provide reliable cues of fertility in the ant *Gnamptogenys striatula*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 32, p. 2023-2034, 2006.

LUCAS, C.; FRESNEAU, D.; KOLMER, K.; HEINZE, J.; DELABIE, J. H.; PHO, D. B. A multidisciplinary approach to discriminating different taxa in the species complex *Pachycondyla villosa* (Formicidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 75, p. 249-259, 2002.

LUCAS, C.; PHO, D. B.; FRESNEAU, D.; JALLON, J. M. Hydrocarbon circulation and colonial signature in *Pachycondyla villosa*. **Journal of Insect Physiology**, v. 50, n. 7, p. 595-607, 2004.

MACKAY, W.; MACKAY, E. E. The Systematics and Biology of the New World Ants of the Genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae). **Edwin Mellen Press Ltd.** , p. 642, 2010.

MARIANO, C. S. F. **Evolução cariotípica em diferentes grupos de Formicidae**. Tese de Doutorado em Entomologia. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa. 2004. pp. 205.

MARKL, H. Die Verständigung durch Stridulationssignale bei Blattschneiderameisen, II: Erzeugung und Eigenschaften der Signale. **Zeitschrift Für Vergleichende Physiologie**, v. 60, p. 103-150, 1968.

MARKL, H. Stridulation in leaf-cutting ants. **Science**, v. 149, p. 1392-1393, 1965.

MARKL, H. The evolution of stridulatory communication in ants. In: **VII th International Congress, London, 10-15 September, 1973**. Southampton: University of Southampton, p. 258-265. 1973.

MARKL, H.; HÖLLDOBLER, B. Recruitment and food-retrieving behavior in *Novomessor* (Formicidae, Hymenoptera). II. Vibration signals. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 4, p. 183-216, 1978.

MARKL, H.; HÖLLDOBLER, B.; HÖLLDOBLER, T. Mating behavior and sound production in harvester ants (*Pogonomyrmex*, Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 24, p. 191-212, 1977.

MARTIN, S. J.; VITIKAINEN, E.; HELANTERÄ, H.; DRIJFHOUT, F. P. Chemical basis of nest-mate discrimination in the ant *Formica exsecta*. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 275, p. 1271-1278, 2008.

MARTIN, S. J.; DRIJFHOUT, F. P. A review of ant cuticular hydrocarbons. **Journal of Chemical Ecology**, v. 35, p. 1151-1161, 2009.

MASCHWITZ, U.; SCHÖNEGGE, P. Forage communication, nest moving recruitment, and prey specialization in the oriental ponerine *Leptogenys chinensis*. **Oecologia**, v. 57, p. 175-182, 1983.

MAYDEN, R. L. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: CLARIDGE, M. F.; DAWAH, H. A.; WILSON, M. R. **Species: the Units of Biodiversity**. London: Chapman & Hall, 1997. p. 381-424.

MAYR, E. **Systematics and the Origin of Species**. New York: Columbia University Press, 1942.

MCFARLAND, D. **Le Comportement Animal: Psychobiologie, Ethologie et Evolution**. Bruxelas : De Boeck Supérieur, 2001.

MCIVER, J. D.; STONEDAHL, G. Myrmecomorphy: morphological and behavioral mimicry ofants. **Annual Review of Entomology**, v. 38, p. 351-379, 1993.

MERCIER, J. L.; LENOIR, J. C.; EBERHARDT, A.; FROHSCHAMMER, S.; WILLIAMS, C.; HEINZE, J. Hammering, mauling, and kissing: stereotyped courtship behavior in *Cardiocondyla* ants. **Insectes Sociaux**, v. 54, p. 403-411, 2007.

MONNIN, T. Chemical recognition of reproductive status in social insects. **Annales Zoologici Fennici**, v. 43, p. 515-530, 2006.

MONNIN, T.; RATNIEKS, F. L.; JONES, G. R.; BEARD, R. Pretender punishment induced by chemical signalling in a queenless ant. **Nature**, v. 419, p. 61-65, 2002.

MONNIN, T.; MALOSSE, C.; PEETERS, C. Solid-phase microextraction and cuticular hydrocarbon differences related to reproductive activity in queenless ant *Dinoponera quadriceps*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 24, p. 473-490, 1998.

MONNIN, T.; PEETERS, C. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. **Behavioral Ecology**, v. 10, p. 323-332, 1999.

MONNIN, T.; PEETERS, C. Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*. **Animal Behaviour**, v. 55, p. 299-306, 1998.

MONNIN, T.; RATNIEKS, F. L. Reproduction versus work in queenless ants: when to join a hierarchy of hopeful reproductives? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 46, p. 413-422, 1999.

MORALES, M. A.; BARONE, J. L.; HENRY, C. S. Acoustic alarm signaling facilitates predator protection of treehoppers by mutualist ant bodyguards. **Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences**, v. 275, p. 1935-1941, 2008.

MÜLLER, C. A.; MANSER, M. B. 'Nasty neighbours' rather than 'dear enemies' in a social carnivore. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 274, n. 1612, p. 959-965, 2007.

MUSCEDERE, M. L.; TRANIELLO, J. F. A. Division of labor in the hyperdiverse ant genus *Pheidole* is associated with distinct subcaste- and age-related patterns of worker brain organization. **PLoS One**, v. 7, p. e31618, 2012.

NASCIMENTO, F. S.; TANNURE-NASCIMENTO, I. C.; DANTAS, J. O.; TURATTI, I. C.; LOPES, N. P. Task-Related Variation of Cuticular Hydrocarbon Profiles Affect Nestmate Recognition in the Giant ant *Dinoponera quadriceps*. **Journal of Insect Behavior**, v. 26, n. 2, p. 212-222, 2013.

NEWEY, P. S.; ROBSON, S. K. A.; CROZIER, R. H. Temporal variation in recognition cues: implications for the social life of weaver ants *Oecophylla smaragdina*. **Animal Behaviour**, v. 77, n. 2, p. 481-488, 2009.

NOOR, M. A. F.; AQUADRO, C. F. Courtship songs of *Drosophila pseudoobscura* and *D. persimilis*: analysis of variation. **Animal Behaviour**, v. 56, p. 115-125, 1998.

OLIVEIRA, P. S.; HÖLLDOBLER, B. Dominance orders in the ponerine ant *Pachycondyla apicalis* (Hymenoptera, Formicidae. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 27, p. 385-393, 1990.

OSTER, G. F.; WILSON, E. O. **Caste and Ecology in the Social Insects**. [S.l.]: Princeton University Press, 1978.

OTTE, D. Speciation in Hawaiian Crickets. In: OTTE, D.; ENDLER, J. A. **Speciation and its Consequences.** Sunderland MA: Sinauer Associates, 1989. p. 482-526.

OZAKI, M.; WADA-KATSUMATA, A.; FUJIKAWA, K.; IWASAKI, M.; YOKOHARI, F.; SATOJI, Y.; NISIMURA, T; YAMAOKA, R. Ant nestmate and non-nestmate discrimination by a chemosensory sensillum. **Science**, v. 309, p. 311-314, 2005.

PAGE, M.; NELSON, L. J.; BLOMQUIST, G. J.; SEYBOLD, S. J. Cuticular hydrocarbons as chemotaxonomic characters of pine engraver beetles (*Ips* spp.) in the *grandicollis* subgeneric group. **Journal of Chemical Ecology**, v. 23, p. 1053-1099, 1997.

PARKER, G. A. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. **Journal of Theoretical Biology**, v. 47, p. 223-243, 1974.

PAVAN, G.; PRIANO, M.; DE CARLI, P.; FANFANI, A.; GIOVANNOTTI, M. Stridulatory organ and ultrasonic emission in certain species of ponerine ants (genus: *Ectatomma* and *Pachycondyla*, Hymenoptera, Formicidae). **Bioacoustics**, v. 8, p. 209-221, 1997.

PEETERS, C. Morphologically "primitive" ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. In: CHOE, J. C.; CRESPI, B. J. **The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids**. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. p. 372–91.

PEETERS, C. Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens. In: Keller, L. (ed.). **Queen Number and Sociality in Insects**, Oxford University Press, 1993. p. 234-261.

PEETERS, C.; CREWE, R. Insemination controls the reproductive division of labour in a ponerine ant. **Naturwissenschaften**, v. 71, p. 50-51, 1984.

PEETERS, C.; LIEBIG, J. Fertility signaling as a general mechanism of regulating reproductive division of labor in ants. In: GADAU, J.; FEWELL, J. **Organization of Insect Societies: from Genome to Socio-Complexity**. Cambridge: Harvard University Press, 2009. p. 220-242.

PEETERS, C.; MOLET, M. Colonial reproduction and life histories. In: LACH, L.; PARR, C. L.; ABOTT, K. L. **Ant Ecology**. [S.l.]: Oxford University Press, 2010. p. 159–176.

PEETERS, C.; MONNIN, T.; MALOSSE, C. Cuticular hydrocarbons correlated with reproductive status in a queenless ant. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 266, p. 1323-1327, 1999.

PENICK, C. A.; BRENT, C. S.; DOLEZAL, K.; LIEBIG, J. Neurohormonal changes associated with ritualized combat and the formation of a reproductive hierarchy in the ant *Harpegnathos saltator*. **Journal of Experimental Biology**, v. 217, p. 1496-1503, 2014.

PEZON, A.; DENIS, D.; CERDAN, P.; VALENZUELA, J.; FRESNEAU, D. Queen movement during colony emigration in the facultatively polygynous ant *Pachycondyla obscuricornis*. **Naturwissenschaften**, v. 92, p. 35-39, 2005.

PHILPOTT, S. M.; ARMBRECHT, I. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. **Ecological Entomology**, v. 31, p. 369-377, 2006.

POWELL, S.; TSCHINKEL, W. R. Ritualized conflict in *Odontomachus brunneus* and the generation of interaction-based task allocation: a new organizational mechanism in ants. **Animal Behaviour**, v. 58, p. 965-972, 1999.

PROVOST, E.; RIVIERE, G.; ROUX, M.; MORGAN, E. D.; BAGNERES, A. G. Change in the chemical signature of the ant *Leptothorax lichtensteini* Bondroit with time. **Insect Biochemistry and Molecular Biology**, v. 23, n. 8, p. 945-957, 1993.

QUELLER, D. C. The evolution of eusociality - reproductive head starts of workers. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 86, n. 9, p. 3224-3226, 1989.

RATNIEKS, F. L. W. Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial Hymenoptera. **American Naturalist**, v. 132, p. 217-236, 1988.

RATNIEKS, F. L. W.; FOSTER, K. R.; WENSELEERS, T. Conflict resolution in insect societies. **Annual Review of Entomology**, v. 51, p. 581-608, 2006.

RATNIEKS, F. L. W.; REEVE, H. K. Conflict in single-queen hymenopteran societies: the structure of conflict and processes that reduce conflict in advanced eusocial species. **Journal of Theoretical Biology**, v. 158, p. 33-65, 1992.

RATNIEKS, F. L. W.; WENSELEERS, T. Altruism in Insect Societies and beyond: voluntary or enforced? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, p. 45-52, 2008.

REEVE, H. K. The evolution of conspecific acceptance tresholds. **The American Naturalist**, v. 133, n. 3, p. 407-435, 1989.

REISKIND, J. Ant-mimicry in Panamanian clubionid and salticid spiders (Araneae: Clubioinidae, Salticidae). **Biotropica**, v. 9, p. 1-8, 1977.

REYNOLDS, T. The evolution of chemosystematics. **Phytochemistry**, v. 68, p. 2887-2895, 2007.

RICHARD, F. J.; POULSEN, M.; DRIJFHOUT, F.; JONES, G.; BOOMSMA, J. J. Specificity in chemical profiles of workers, brood and mutualistic fungi in *Atta*, *Acromyrmex*, and *Sericomyrmex* fungus-growing ants. **Journal of Chemical Ecology**, v. 33, n. 12, p. 2281-2292, 2007a.

RICHARD, F. J.; POULSEN, M.; HEFETZ, A.; ERRARD, C.; NASH, D. R.; BOOMSMA, J. J. The origin of the chemical profiles of fungal symbionts and their significance for nestmate recognition in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 61, n. 11, p. 1637-1649, 2007b.

RITCHIE, M. G.; GLEASON, J. M. Rapid evolution of courtship song pattern in *Drosophila willistoni* sibling species. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 8, p. 463-479, 1995.

ROBINSON, G. E.; VARGO, E. L. Juvenile hormone in adult eusocial Hymenoptera: gonadotropin and behavioral pacemaker. **Archives of Insect Biochemistry and Physiology**, v. 35, p. 559-583, 1997.

ROCES, F.; TAUTZ, J.; HÖLLDOBLER, B. Stridulation in leaf-cutting ants: short-range recruitment through plant borne vibrations. **Naturwissenschaften**, v. 80, p. 521-524, 1993.

ROSSET, H.; SCHWANDER, T.; CHAPUISAT, M. Nestmate recognition and levels of aggression are not altered by changes in genetic diversity in a socially polymorphic ant. **Animal Behaviour**, 2007.

RUTTE, C.; TABORSKY, M.; BRINKHOF, M. W. G. What sets the odds of winning and losing? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, p. 16-21, 2006.

SANADA-MORIMURA, S.; MINAI, M.; YOKOYAMA, M.; HIROTA, T.; SATOH, T.; OBARA, Y. Encounter-induced hostility to neighbors in the ant *Pristomyrmex pungens*. **Behavioral Ecology**, v. 14, n. 5, p. 713-718, 2003.

SCHLICK-STEINER, B. C.; STEINER, F. M.; MODER, K.; SEIFERT, B.; SANETRA, M.; DYRESON, E.; STAUFFER, C.; CHRISTIAN, E. A multidisciplinary approach reveals cryptic diversity in Western Palearctic *Tetramorium* ants (Hymenoptera: Formicidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 40, p. 259-273, 2006.

SCHLICK-STEINER, B. C.; STEINER, F. M.; SEIFERT, B.; STAUFFER, C.; CHRISTIAN, E.; CROZIER, R. H. Integrative taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity. **Annual Review of Entomology**, v. 55, p. 421-438, 2010.

SCHMIDT, C. A.; SHATTUCK, S. O. The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of ponerine ecology and behavior. **Zootaxa**, v. 3817, p. 1-242, 2014.

SEPPÄ, P. HELANTERÄ, H. O.; TRONTTI, K.; PUNTTILA, P.; CHERNENKO, A.; MARTIN, S. J.; SUNDSTRÖM, L. The many ways to delimit species: hairs, genes and surface chemistry. **Myrmecological News**, v. 15, p. 31-41, 2011.

SHERMAN, P. W.; REEVE, H. K.; PFENNIG, D. W. Recognition systems. In: KREBS, J. R.; DAVIES, N. B. **Behavioural ecology: an evolutionary approach**. Oxford: Blackwell Science Ltd, 1997. p. 69-96.

SHIRANGI, T. R.; DUFOUR, H. D.; WILLIAMS, T. M.; CARROLL, S. B. Rapid evolution of sex pheromone-producing enzyme expression in *Drosophila*. **PLoS Biology**, v. 7, p. e1000168, 2009.

SIGNOROTTI, L.; JAISSON, P.; D'ETTORRE, P. Larval memory affects adult nest-mate recognition in the ant *Aphaenogaster senilis*. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, 2014.

SITES, J. W.; MARSHALL, J. C. Delimiting species: a Renaissance issue in systematic biology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, p. 462-470, 2003.

SMITH, A. A.; MILLAR, J. G.; HANKS, L. M.; SUAREZ, A. V. A conserved fertility signal despite population variation in the cuticular chemical profile of the trap-jaw ant *Odontomachus brunneus*. **Journal of Experimental Biology**, v. 216, p. 3917-3924, 2013.

SMITH, A. A.; MILLAR, J. G.; HANKS, L. M.; SUAREZ, A. V. Experimental evidence that workers recognize reproductives through cuticular hydrocarbons in the ant *Odontomachus brunneus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 66, p. 1267-1276, 2012.

SOROKER, V.; LUCAS, C., SIMON, T., HEFETZ, A., FRESNEAU, D., & DURAND, J. L. Hydrocarbon distribution and colony odour homogenisation in *Pachycondyla apicalis*. **Insectes Sociaux**, v. 50, p. 212-217, 2003.

SOROKER, V.; LUCAS, C.; SIMON, T.; HEFETZ, A.; FRESNEAU, D.; DURAND, J. L. The postpharyngeal gland development and function in hydrocarbon dynamics in *Cataglyphis niger*. **Les Insectes Sociaux. 12th Congress of the International Union for the Study of Social Insects**, Paris, Sorbonne, 21-27 August 1994. Paris, Sorbonne: Université Paris 13. 1994. p. 139.

SPANGLER, H. G. Ant stridulations and their synchronization with abdominal movement. **Science**, v. 155, p. 1687-1689, 1967.

STARKS, P. T.; WATSON, R. E.; DIPAOLA, M. J.; DIPAOLA, C. P. The effect of queen number on nestmate discrimination in the facultatively polygynous ant *Pseudomyrmex pallidus* (Hymenoptera: Formicidae). **Ethology**, v. 104, p. 573-584, 1998.

STARKS, P. T. Recognition systems: From components to conservation. **Annales Zoologici Fennici**, v. 41, n. 6, p. 689-690, 2004.

STEINER, F. M.; SCHLICK-STEINER, B. C.; NIKIFOROV, A.; KALB, R.; MISTRIK, R. Cuticular hydrocarbons of *Tetramorium* ants from Central Europe: analysis of GC-MS data with self organizing maps (SOM) and implications for systematics. **Journal of Chemical Ecology**, v. 28, p. 2569-2584, 2002.

STRASSMANN, J. E.; QUELLER, D. C. Insectes Societies as divided organisms: The complexities of purpose and cross-purpose. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, p. 8619-8626, 2007.

STUART, R. J.; BELL, P. D. Stridulation by workers of the ant, *Leptothorax muscorum* (Nylander) (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche**, v. 87, p. 199-210, 1980.

STURGIS, S. J.; GORDON, D. M. Nestmate recognition in ants (Hymenoptera: Formicidae): a review. **Myrmecological News**, v. 16, p. 101-110, 2012.

SUEUR, J. Insect species and their songs. In: DROSOPOULOS, S.; CLARIDGE, M. **Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology, and Evolution**. Boca Raton, FL: Taylor & Francis, 2006. p. 207-217.

TANNER, C. J.; ADLER, F. R. To fight or not to fight: context-dependent interspecific aggression in competing ants. **Animal Behaviour**, v. 77, n. 2, p.297-305, 2009.

TANNER, C. J.; KELLER, L. Nest distribution varies with dispersal method and familiarity-mediated aggression for two sympatric ants. **Animal Behaviour**, v. 84, n. 5, p. 1151-1158, 2012.

TAYLOR, R. W. *Nothomyrmecia macrops*: a living-fossil ant rediscovered. **Science**, v. 201, p. 979-985, 1978.

TEMELES, E. J. The role of neighbours in territorial systems: when are they 'dear enemies'? **Animal Behaviour**, v. 47, n. 2, p. 339-350, 1994.

TENTSCHERT, J.; KOLMER, K.; HÖLLDOBLER, B.; BESTMANN, H. J.; DELABIE, J.; HEINZE, J. Chemical profiles, division of labor and social status in *Pachycondyla* queens (Hymenoptera: Formicidae). **Naturwissenschaften**, v. 88, p. 175-178, 2001.

TESEO, S.; LECOUTEY, E.; KRONAUER, D. J.; HEFETZ, A.; LENOIR, A.; JAISSON, P.; CHÂLINE, N. Genetic distance and age affect the cuticular chemical profiles of the clonal ant *Cerapachys biroi*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 40, n. 5, p. 429-438, 2014.

THOM, M. D.; HURST, J. L. Individual recognition by scent. **Annales Zoologici Fennici**, v. 41, p. 765-787, 2004.

THOMAS, M. L.; PAYNE-MAKRISA, C. M.; SUAREZ, A. V.; TSUTSUI, N. D.; HOLWAY, D. A. Contact between supercolonies elevates aggression in Argentine ants. **Insectes Sociaux**, v. 54, n. 3, p. 225-233, 2007.

TIBBETTS, E. A. Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus*. **Proceedings of the Royal Society of London B Biol Sci**, v. 269, p. 1423-1428, 2002.

TIBBETTS, E. A.; DALE, J. Individual recognition: it is good to be different. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 22, p. 529-537, 2007.

TIBBETTS, E. A.; SHEEHAN, M. J. Facial patterns are a conventional signal of agonistic ability in *Polistes exclamans* paper wasps. **Ethology**, v. 117, n. 12, p. 1138-1146, 2011.

TOUCHARD, A.; DAUVOIS, M.; ARGUEL, M. J.; PETITCLERC, F.; LEBLANC, M.; DEJEAN, A.; JÉRÔME ORIVEL, J.; GRAHAM M.; NICHOLSON, G. M.; ESCOUBAS, P. Elucidation of the unexplored biodiversity of ant venom peptidomes via MALDI–TOF mass spectrometry and its application for chemotaxonomy. **Journal of Proteomics**, v. 105, p. 217-231, 2014.

TRAVASSOS, M. A.; PIERCE, N. E. Acoustics, context and function of vibrational signaling in a lycaenid butterfly-ant mutualism. **Animal Behaviour**, v. 60, p. 13-26, 2000.

TRIVERS, R. L.; HARE, H. Haplodipoidy and the evolution of the social insects. **Science**, v. 191, p. 249-263, 1976.

TRUNZER, B.; HEINZE, J.; HÖLLDOBLER, B. Cooperative colony founding and experimental primary polygyny in the ponerine ant *Pachycondyla villosa*. **Insectes Sociaux**, v. 45, p. 267-276, 1998.

VAN WILGENBURG, E. The influence of relatedness, neighbourhood and overall distance on colony mate recognition in a polydomous ant. **Ethology**, v. 113, n. 12, p. 1185-1191, 2007.

VAN ZWEDEN, J. S.; BRASK, J. B.; CHRISTENSEN, J. H.; BOOMSMA, J. J.; LINKSVAYER, T. A.; D'ETTORRE, P. Blending of heritable recognition cues among ant nestmates creates distinct colony gestalt odours but prevents within-colony nepotism. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 23, p. 1498-1508, 2010.

VAN ZWEDEN, J. S.; DREIER, S.; D'ETTORRE, P. Disentangling environmental and heritable nestmate recognition cues in a carpenter ant. **Journal of Insect Physiology**, v. 55, n. 2, p. 158-163, 2009.

VANDER MEER, R. K.; ALONSO, L. E. Pheromone directed behavior in ants. **Pheromone communication in social insects**, Westview Press, Oxford, 1998, p. 3-33.

VANDER MEER, R. K.; LOFGREN, C. S. Biochemical and behavioral evidence for hybridization between fire ants, *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri* (Hymenoptera, Formicidae). **Journal of Chemical Ecology**, v. 15, p. 1757-1765, 1989.

VANDER MEER, R. K.; SALIWANCHIK, D.; LAVINE, B. Temporal changes in colony cuticular hydrocarbon patterns of *Solenopsis invicta*: Implications for nestmate recognition. **Journal of Chemical Ecology**, v. 15, p. 2115-2125, 1989.

VIANA, A. M. M.; FRÉZARD, A.; MALOSSE, C.; DELLA LUCIA, T. M.; ERRARD, C.; LENOIR, A. Colonial recognition of fungus in the fungus-growing ant *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae). **Chemoecology**, v. 11, n. 1, p. 29-36, 2001.

VISSCHER, P. K. A theoretical analysis of individual interests and intracolony conflict during swarming of honey bee colonies. **Journal of Theoretical Biology**, v. 165, p. 191–212, 1993.

WAGNER, D.; BROWN, M. J.; BROUN, P.; CUEVAS, W.; MOSES, L. E.; CHAO, D. L.; GORDON, D. M. Task-related differences in the cuticular hydrocarbon composition of harvester ants, *Pogonomyrmex barbatus*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 24, p. 2021-2037, 1998.

WALKER, T. J.; FORREST, T. G.; SPOONER, J. D. The rotundifolia complex of the genus *Amblycorypha* (Orthoptera: Tettigoniidae): songs reveal new species. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 96, p. 433-447, 2003.

WARD, P. S. Integrating molecular phylogenetic results into ant taxonomy (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, v. 15, p. 21-29, 2011.

WENSELEERS, T.; HELANTERÄ, H.; HART, A.; RATNIEKS, F. L. Worker reproduction and policing in insect societies: an ESS analysis. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 17, p. 1035-1047, 2004.

WENSELEERS, T.; RATNIEKS, F. L. W. Comparative analysis of worker reproduction and policing in eusocial Hymenoptera supports relatedness theory. **American Naturalist**, v. 168, p. E163-E179, 2006.

WEST, S. A.; GRIFFIN, A. S.; GARDNER, A. Evolutionary explanations for cooperation. **Current Biology**, v. 17, p. R661-R672, 2007.

WHEELER, D. E.; NIJHOUT, H. F. Soldier determination in *Pheidole bicarinata*: inhibition by adult soldiers. **Journal of Insect Physiology**, v. 30.2, p. 127-135, 1984.

WILD, A. L. Taxonomic revision of the *Pachycondyla apicalis* species complex (Hymenoptera: Formicidae). **Zootaxa**, v. 834, p. 1-25, 2005.

WILEY, R. H. Specificity and multiplicity in the recognition of individuals: implications for the evolution of social behaviour. **Biological Reviews**, v. 88, p. 179-195, 2013.

WILSON, E.O.; HÖLLDOBLER, B. Eusociality: origin and consequences. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 102.38, p. 13367-13371, 2005.

YAGOUND, B. **Conflits, coopération et systèmes de reconnaissance chez les fourmis du complexe d'espèces Neoponera apicalis**. Thèse de Doctorat em Éthologie - Université Paris 13. Villetaneuse: France, 2014.

YAGOUND, B.; BLACHER, P.; FRESNEAU, D.; POTEAUX, C.; CHÂLINE, N. Status discrimination through fertility signaling allows ants to regulate reproductive conflicts. **Animal Behaviour**, v. 93, p. 25-35, 2014.

ZINCK, L.; HORA, R. R.; CHÂLINE, N.; JAISSON, P. Low intraspecific aggression level in the polydomous and facultative polygynous ant *Ectatomma tuberculatum*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 126, n. 3, p. 211-216, 2008.

ZINCK, L.; JAISSON, P.; HORA, R. R.; DENIS, D.; POTEAUX, C.; DOUMS, C. The role of breeding system on ant ecological dominance: genetic analysis of *Ectatomma tuberculatum*. **Behavioral Ecology**, v. 18, p. 701-708, 2007.

16

Poneromorfas sem rainhas – *Dinoponera*: aspectos ecológico-comportamentais

Arrilton Araujo, Jeniffer da Câmara Medeiros,
Dina Lillia Oliveira de Azevedo, Ingrid Araujo de Medeiros,
Waldemar Alves da Silva Neto, Deisylane Garcia

Resumo

Dinoponera é um gênero de formiga poneromorfa que tem atualmente oito espécies descritas. São elas *D. australis*, *D. gigantea*, *D. hispida*, *D. longipes*, *D. lucida*, *D. mutica*, *D. snelling* e *D. quadriceps*. Os estudos com as espécies deste gênero se concentram em duas ou três espécies. A distribuição do gênero se estende pela América do Sul em habitats diferentes. Todas as espécies do gênero não apresentam a casta da rainha e as operárias são morfologicamente semelhantes. As espécies já estudadas parecem apresentar aspectos ecológico-comportamentais similares, tais como forrageio solitário, ritmo endógeno, hierarquia de dominância e possível polietismo etário. Neste capítulo, trazemos algumas informações sobre esses aspectos.

ARAUJO, Arrilton; MEDEIROS, Jeniffer da Câmara; AZEVEDO, Dina Lillia Oliveira de; MEDEIROS, Ingrid Araujo de; NETO, Waldemar Alves da Silva; GARCIA, Deisylane. Poneromorfas sem rainhas – *Dinoponera*: aspectos ecológico-comportamentais. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 237-246.

Abstract

Poneromorphs without queens: aspects of the behaviour and ecology of Dinoponera -*Dinoponera* is a Ponerinae ant genus that currently has eight species described, these being: *D. australis; D. gigantea; D. hispida; D. longipes; D. lucida; D. mutica; D. snellingi;* and *D. quadriceps*. Studies on individual species of this genus have concentrated on three of these species: *D. australis*, *D. lucida* and, mostly *D. quadriceps*. The distribution of the genus extends throughout South America in different habitats. All species of the genus lack the queen caste and workers are morphologically similar. The species that have been studied exhibit similar ecological and behavioral aspects, such as solitary foraging, endogenous rhythm, dominance hierarchy and a possible age polyethism. In this chapter, we provide some information about these aspects.

As espécies do gênero Neotropical *Dinoponera* estão entre as maiores formigas conhecidas, podendo ultrapassar os 3 cm de comprimento. *Dinoponera* está distribuído por toda a América do Sul (KEMPF, 1971). Os ninhos de *Dinoponera* são estabelecidos no solo (KEMPF, 1971; PAIVA; BRANDÃO, 1995). Sem uma rainha alada, o fluxo gênico, a dispersão e a colonização das espécies de *Dinoponera* são limitados, portanto escapar de habitats em deterioração é mais difícil (PEETERS; ITO, 2001).

Dinoponera quadriceps é endêmica do Nordeste do Brasil, com ocorrência registrada principalmente em áreas de Mata Atlântica e Caatinga (KEMPF, 1971; PAIVA; BRANDÃO, 1995). A distribuição espacial dos ninhos no ambiente é do tipo regular, sendo provavelmente a competição intraespecífica o fator determinante para esse arranjo espacial (VASCONCELLOS et al., 2004). A densidade de ninhos no ambiente de Mata Atlântica varia entre 15 e 40 por hectare (VASCONCELLOS et al., 2004). Cada colônia tem apenas uma gamergate e uma população média de 80 operárias (variação: 26-238) (MONNIN; PEETERS, 2008; LENHART et al., 2013).

Forrageamento

As operárias de *Dinoponera quadriceps* levam para o ninho principalmente matéria orgânica morta de origem animal, sobretudo artrópodes. Também fazem parte da dieta, em menor proporção, pequenos frutos e sementes. Assim, apesar de ser muitas vezes considerada uma espécie predadora, *Dinoponera quadriceps* tem, na verdade, hábito onívoro, coletando na maioria das vezes animais já mortos, inteiros ou não (Tabela 16.I). Sua dieta, portanto, é composta principalmente por itens pouco previsíveis em termos de distribuição espacial e temporal (ARAÚJO; RODRIGUES, 2006; MEDEIROS et al., 2014). A composição da dieta, em relação aos grupos taxonômicos das presas, parece ser comum à espécie, independente do habitat (MEDEIROS et al., 2012).

Não só o número de itens alimentares coletados, mas também o tamanho, o peso, a proporção de itens de origem animal ou vegetal e de presas vivas ou mortas transportadas pelas operárias de *Dinoponera quadriceps* não variam significativamente ao longo do ano em áreas de Mata Atlântica secundária, provavelmente devido à baixa variabilidade do ambiente em relação à disponibilidade de alimento. A captura de presas vivas, em ambas as estações, não é rara, constituindo uma porção significativa dos itens animais capturados pelas operárias (MEDEIROS et al., 2014).

Nos sistemas ecológicos, a coleta de alimento é uma variável importante. Logo, a seleção deve favorecer os indivíduos que otimizam a eficiência energética não apenas pela escolha do tipo de alimento, mas também pelas estratégias de forrageio (BERNSTEIN, 1975). As formigas podem variar amplamente nas estratégias que utilizam na busca por alimento e os modos de forrageio podem estender-se de caçadora solitária, em que não há cooperação durante a procura e recuperação do alimento, a níveis variáveis de forrageio cooperativo mediado por graus diferentes de comunicação de recrutamento entre companheiras de ninho (HÖLLDOBLER E WILSON, 1990).

Os padrões temporal e espacial do forrageio de uma formiga dependem, em parte, das características comportamental, anatômica e fisiológica da espécie (POL; LOPEZ DE CASENAVE, 2004).

A área onde a atividade de forrageio é desenvolvida torna-se a área de uso dos indivíduos da colônia. Conforme Wilson (1980), área de uso é aquela em que o animal conhece inteiramente e patrulha habitualmente e, em alguns casos, pode ser idêntica à área total, isto é, o animal se familiariza com uma área e nunca a deixa.

TABELA 16.I - Número de itens alimentares capturados por operárias de *Dinoponera quadriceps* nas estações seca e chuvosa em Mata Atlântica secundária na FLONA de Nísia Floresta, RN (modificado de MEDEIROS, 2012)

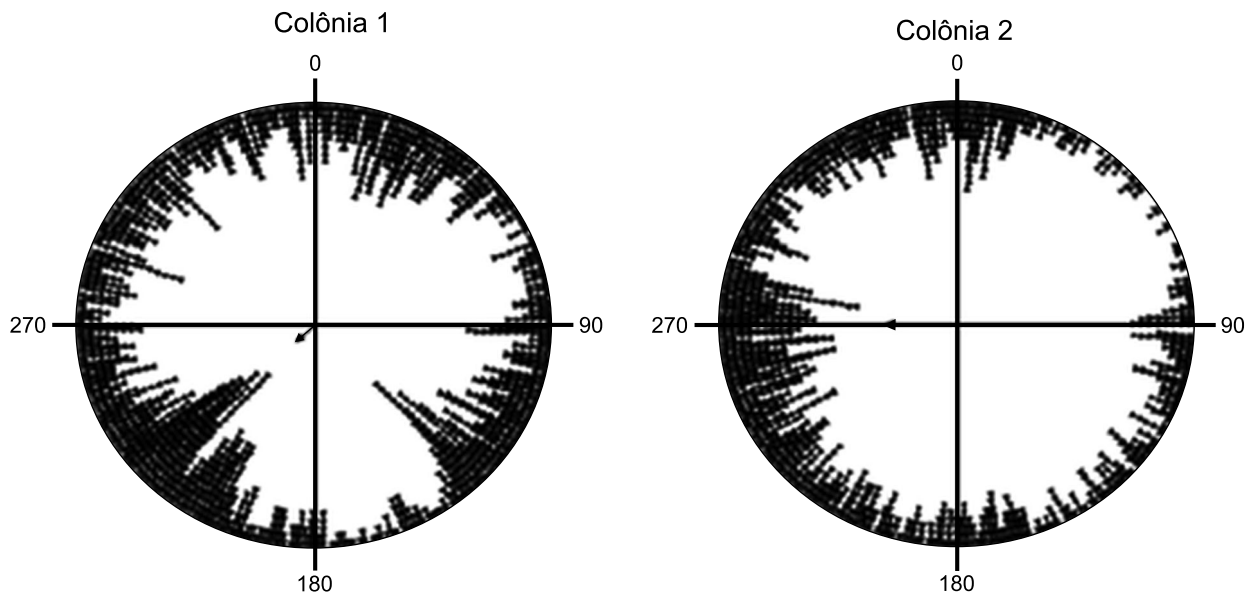
TÁXON	n (%)
Arthropoda	**83 (*72,2*)**
Hymenoptera (Formicidae)	6 (7,2)
Adulto	5 (83,3)
Pupa	1 (16,7)
Hymenoptera (outras famílias)	24 (28,9)
Inteiro	23 (95,8)
Fragmentos	1 (4,2)
Coleoptera	3 (3,6)
Hemiptera	5 (6,0)
Inteiro	4 (80,0)
Exsúvia	1 (20,0)
Orthoptera	7 (8,4)
Inteiro	4 (57,1)
Perna	3 (42,9)
Lepidoptera	5 (6,0)
Adulto	1 (20,0)
Larva	4 (80,0)
Odonata (tórax)	1 (1,3)
Isoptera	1 (1,2)
Blattodea	1 (1,2)
Araneae	7 (8,4)
Inteiro	6 (85,7)
Fragmento	1 (14,3)
Diplopoda (fragmento)	1 (1,2)
Chilopoda	1 (1,2)
Não identificados	22 (26,5)
fragmentos de artrópodes	15 (68,2)
Casulo	2 (9,1)
Larvas	3 (13,6)
Ovos	2 (9,1)
Annelida (Oligochaeta)	**10 (*8,7*)**
Mollusca (Gastropoda)	**5 (*4,3*)**
Fezes*	**5 (4,3)**
Angiospermae	**12 (10,4)**
Myrtaceae (fruto jovem)	1 (8,3)
Burseraceae [*Protium pentaphyllum*]	3 (25,0)
Semente	1 (33,3)
parte de fruto	2 (66,7)
Rubiaceae [*Margaritopsis carrascoana* (fruto)]	2 (16,7)
Dilleniaceae [*Tetracera* sp. (semente)]	6 (50,0)

*Não foi possível identificar a origem do material.

Estudos com diferentes espécies do gênero *Dinoponera* revelaram similaridades nos padrões comportamentais de forrageio deste gênero. As espécies *Dinoponera quadriceps*, *Dinoponera gigantea*, *Dinoponera australis* e *Dinoponera longipes* realizam buscas por alimento de forma solitária no substrato, sem qualquer recrutamento de companheiras de ninho (ARAÚJO; RODRIGUES, 2006; AZEVEDO et al., 2014; FOURCASSIE; OLIVEIRA, 2002; TILLBERG et al., 2014; MORGAN, 1993). Essas espécies são onívoras, mas têm a dieta composta predominantemente de invertebrados, vivos ou mortos. Itens alimentares de origem vegetal foram registrados na espécie *Dinoponera quadriceps* (ARAÚJO E RODRIGUES, 2006; MEDEIROS et al., 2014; TILLBERG et al., 2014). A coleta de pedaços de pequenos vertebrados também já foi observada em *Dinoponera quadriceps* (observação pessoal – Araújo, Azevedo e Medeiros). Todas as espécies do gênero *Dinoponera* possuem ferrão que pode ou não ser utilizado durante o ataque à presa (MORGAN, 1993; LENHART et al., 2013).

As operárias de *Dinoponera quadriceps* saem da colônia com uma velocidade de deslocamento lenta e iniciam o forrageio logo após a saída. Porém, quando encontram algum item alimentar, retornam quase em linha reta para a colônia (ARAÚJO; RODRIGUES, 2006; AZEVEDO et al., 2014). Este mesmo padrão foi observado para as forrageadoras de *Dinoponera gigantea* (FOURCASSIÉ et al., 1999). A duração da viagem de busca e coleta do alimento, indiretamente, demonstra o nível de investimento de uma operária na atividade extra-ninho (ARAÚJO; RODRIGUES, 2006). Após uma viagem de busca bem sucedida, as operárias de *D. quadriceps* realizam uma nova incursão quase imediata, retornando primeiramente ao local da última coleta (AZEVEDO et al., 2014).

Embora o forrageio seja solitário, toda a área no entorno do ninho é explorada pela colônia através da fidelidade direcional de cada operária individual (FOURCASSIÉ et al., 1999; AZEVEDO et al., 2014) (Figura 16.1). Durante o forrageio, *Dinoponera gigantea* utiliza pistas de orientação, provavelmente visuais (pontos de referência) e as trilhas químicas são dispensáveis (FOURCASSIÉ et al., 1999). A forrageadora aprende o local dos pontos de referência específicos ao longo da rota e escolhe seu caminho de modo que cada ponto de referência depende da área familiarizada (MCLEMAN et al., 2002).

Figura 16.1. Distribuição espacial das 109 operárias observadas (colônia 1: 62 operárias; colônia 2: 47 operárias) ao redor de cada colônia, durante a atividade de forrageio. (Colônia 1: μ=230,468°, r=0,106; Colônia 2: μ=269,978°, r=0,299) (AZEVEDO, 2009)

O índice de eficiência do forrageio nos estudos realizados com *Dinoponera* é bastante variável. Em áreas de Mata Atlântica secundária, a média do índice de eficiência de *Dinoponera quadriceps* varia de 26,8% a 76%, dependendo do tipo de amostragem e tempo de observação do estudo (ARAÚJO E RODRIGUES, 2006, AZEVEDO et al., 2014, MEDEIROS et al., 2014). Um índice de eficiência baixo é comum para espécies que se alimentam de insetos (CERDÁ; RETANA, 1989), enquanto que um índice de eficiência alto é mais comum em espécies coletoras de sementes (POL et al., 2011). Operárias de *Dinoponera gigantea*, que possui uma dieta semelhante à de *D. quadriceps*, são bem sucedidas em apenas 10% das viagens de forrageio (FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002).

Observou-se em *Dinoponera gigantea* e *Dinoponera quadriceps* um ritmo de forrageio mais intenso no início da manhã e final de tarde, período do dia em que as temperaturas são mais baixas comparadas àquelas do final da manhã e início da tarde (FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002; MEDEIROS et al., 2014). Já Morgan (1993) observou picos de atividade no período da noite em *Dinoponera longipes*, possivelmente para evitar as elevadas temperaturas observadas ao longo do dia. Além disso, *D. quadriceps*, tanto em Caatinga quanto em Mata Atlântica, apresentou significativa variação sazonal no padrão de atividade de forrageio, com maiores médias de indivíduos fora do ninho entre o fim da estação chuvosa e o início da estação seca. Contudo, as variações observadas foram mais intensas no ambiente semiárido, sendo justificadas pela também acentuada amplitude climática e ambiental que esse bioma apresenta (MEDEIROS et al., 2012, MEDEIROS et al., 2014).

Pesquisas a respeito das espécies *Dinoponera mutica* e *Dinoponera lucida* são inexistentes no que se refere à ecologia alimentar e comportamental da exploração dos recursos energéticos. Apesar de este gênero ser encontrado por toda a América do Sul e suas espécies ocuparem diferentes habitats, os estudos realizados até o momento indicam que os padrões ecológicos e comportamentais do forrageio não variam entre as espécies de *Dinoponera*. Uma revisão recente do gênero descreveu duas novas espécies, *Dinoponera hispida* e *Dinoponera snellingi* (LENHART et al., 2013). Assim, novas pesquisas sobre esta temática devem incluir estas quatro espécies do gênero citadas acima.

Ritmo de atividade

Todas as atividades executadas pelos indivíduos de uma colônia de insetos sociais apresentam ritmos bem marcados. Os ritmos mais estudados em *Dinoponera* são aqueles relacionados ao seu padrão de atividade de forrageio, seja ele diário ou sazonal. Em *Dinoponera quadriceps*, as colônias apresentam um padrão diário de atividade de forrageio predominantemente diurno em Mata Atlântica secundária. Esse padrão é influenciado principalmente pelo seu ritmo endógeno e por diferenças entre colônias, sendo estes os dois

fatores que afetam o ritmo diário de forrageio durante todo o ano. As diferenças entre colônias na intensidade da atividade de forrageio refletem provavelmente diferenças no tamanho da população. Colônias maiores, com maior número de forrageadoras e mais indivíduos para alimentar, provavelmente apresentam níveis de atividade maiores. Já o efeito de outros fatores, como temperatura e umidade, variam de acordo com a estação (MEDEIROS et al., 2014).

Em áreas de Mata Atlântica, no início da estação seca, a temperatura tem efeito negativo e a umidade tem efeito positivo sobre o forrageio de *Dinoponera quadriceps*, determinando a ocorrência de dois picos de atividade ao longo do dia nessa época do ano, um pela manhã e outro à tarde. As operárias reduzem a atividade de forrageio no meio do dia devido à alta temperatura e baixa umidade nesse horário, acima de 30°C e abaixo de 60%, respectivamente. No final da estação seca, com temperaturas mais baixas que no início da estação, a atividade de forrageio não é limitada pela temperatura. Apesar da umidade continuar apresentando influência positiva sobre o forrageio, a atividade é distribuída mais igualmente durante a fase clara. Durante a estação chuvosa, com temperaturas mais amenas e alta umidade, nem temperatura nem umidade influenciam as variações diárias de atividade de forrageio, sendo esta também distribuída mais igualmente ao longo da fase clara, sem apresentar o padrão bimodal característico do início da estação seca (MEDEIROS et al., 2014).

Em *Dinoponera lucida*, que também habita áreas de Mata Atlântica, a atividade de forrageio é ativada pela luz do dia, com o horário de forrageio das operárias coincidindo com as horas de claro. Condições de temperatura entre 16ºC e 31,5ºC não parecem ser um fator limitante para a atividade das formigas no ambiente extra-ninho. Entretanto, uma leve redução na atividade de forrageio é observada por volta do meio-dia, quando a temperatura é mais alta (PEIXOTO et al., 2010).

Na espécie *Dinoponera gigantea*, em áreas de Floresta Amazônica secundária, observa-se uma distribuição bimodal no padrão de atividade diário no final da estação seca, com maior intensidade no amanhecer e anoitecer. Entretanto, as observações realizadas nessa espécie abrangem apenas a fase clara do dia, entre 06:00 e 18:00 horas, não refletindo necessariamente o ciclo diário completo, sendo provável que alguma atividade também ocorra durante a noite. Em *Dinoponera gigantea*, a redução da atividade de forrageio no meio do dia também coincide com os horários em que a temperatura ultrapassa os 30ºC, tendo a temperatura relação negativa com o ritmo de atividade das colônias de *Dinoponera gigantea* (FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002).

O pouco que se tem de informação sobre *Dinoponera longipes* atualmente indica que suas forrageadoras são principalmente noturnas, mas também são ativas durante o dia em menor quantidade (MORGAN, 1993). Até onde se sabe, não há nenhum estudo a respeito do ritmo diário de atividade nas espécies *Dinoponera australis* e *Dinoponera mutica*.

De acordo com as características de modificação do padrão diário de forrageio ao longo do ano encontradas em *Dinoponera quadriceps* e com a relação entre temperatura e forrageio vista tanto em *Dinoponera quadriceps* quanto nas outras espécies, o gênero *Dinoponera* parece se encaixar no grupo de formigas intolerantes ao calor, que passam de diurnas a crepusculares ou noturnas em altas temperaturas e têm o pico de atividade em temperaturas abaixo de 30ºC, são geralmente dominantes e apresentam comportamento de aversão ao risco, forrageando em temperaturas muito distantes da sua temperatura máxima crítica (CROS et al., 1997; CERDÁ, 2001; MEDEIROS et al., 2014; PEIXOTO et al., 2010; FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002).

Quanto aos ritmos sazonais, tanto em estudos em Caatinga quanto em Mata Atlântica, *Dinoponera quadriceps* apresenta pico de atividade de forrageio no final da estação chuvosa e início da estação seca, mesmo o período chuvoso ocorrendo mais cedo na Caatinga (MEDEIROS et al., 2012, MEDEIROS et al., 2014). Entretanto, a variação sazonal da atividade de forrageio registrada na Caatinga é muito mais acentuada do que a encontrada no ambiente de Mata Atlântica. O forrageio observado na Caatinga chega a ser dez vezes mais frequente nos meses de maior atividade (MEDEIROS et al., 2012), enquanto que na Mata Atlântica a diferença é de menos de três vezes (MEDEIROS et al., 2014), provavelmente devido às maiores flutuações sazonais nas condições ambientais da Caatinga quando comparada à Mata Atlântica (FORMIGONI et al., 2011). Essa variação sazonal da atividade de forrageio das colônias de *Dinoponera quadriceps* se dá através da variação do número de forrageadoras da colônia e não do número de viagens de forrageio que cada operária realiza (MEDEIROS et al., 2014, MEDEIROS; ARAÚJO, 2014).

Os fatores abióticos que afetam a variação sazonal da atividade de forrageio de *Dinoponera quadriceps* diferem entre a Mata Atlântica e a Caatinga, indicando que a mesma espécie pode ser influenciada por fatores ambientais diferentes dependendo das condições do habitat em que ela se encontra. Na Caatinga, as variações sazonais da atividade de forrageio das colônias são negativamente relacionadas à temperatura, enquanto que em Mata Atlântica secundária, o ritmo sazonal de forrageio é negativamente relacionado à umidade. Entretanto, a disponibilidade de presas potenciais está relacionada positivamente ao ritmo sazonal da atividade de forrageio em ambos os habitats, embora a disponibilidade de presas não varie significativamente ao longo do ano na Mata Atlântica secundária (MEDEIROS et al., 2012, MEDEIROS et al., 2014).

Reprodução

As colônias de *Dinoponera* são formadas por operárias morfologicamente similares (MONNIN et al., 1998), sendo todas capazes de se reproduzir sexualmente (MONNIN; PEETERS, 1998), embora apenas uma operária dominante, chamada de alfa, copule e se torne a fêmea reprodutora da colônia, sendo então chamada de "gamergate" (MONNIN; PEETERS, 1998, LENHART et al., 2013). As fêmeas nunca apresentam forma alada, mas os machos são alados e voam para outras colônias para realizar cópula. Fêmeas virgens ou alfas em colônias sem "gamergate" podem sair, ou ir até a entrada do ninho e copular se há um macho presente. O macho toca o corpo e as antenas da fêmea alfa com as antenas e nunca em outras operárias. Com essa identificação, o macho passa a seguir a fêmea alfa ao mesmo tempo em que realiza o boxe antenal sobre a cabeça e antenas dela e tenta montá-la (MONNIN; PEETERS, 1998). Se ocorrer a cópula com a intromissão do aparelho genital do macho, ela pode durar até 70 min, com o macho e a fêmea alfa permanecendo ligados pelo trato genital. Depois de encerrada a cópula, o macho se libera da fêmea ou ela corta o aparelho genital com as mandíbulas.

Em colônias de *Dinoponera*, a monoginia e a monandria aumentam o parentesco entre a prole e, consequentemente, diminuem os conflitos entre a gamergate e as outras operárias (HART; RATNIEKS, 2005). Em colônias de *Dinoponera quadriceps*, a maior parte dos ovos são postos pela gamergate, mas uma pequena fração dos ovos não fertilizados pode ser posta por operárias subordinadas. Os ovos das operárias subordinadas são geralmente comidos pela gamergate. Entretanto, o desenvolvimento ovariano e a postura de ovos das subordinadas possibilitam uma rápida substituição da gamergate no caso do seu declínio ou de fissão de colônia (MONNIN; PEETERS, 1997).

A reprodução em *Dinoponera* ocorre por meio de fundação de colônia do tipo dependente, em que operárias da colônia parental auxiliam a reprodutora na fundação da nova colônia (MONNIN; PEETERS, 1997, HART; RATNIEKS, 2005, LENHART et al., 2013, MEDEIROS; ARAÚJO, 2014). Em *Dinoponera quadriceps*, a colônia, antes de se dividir em duas, passa por uma fase polidômica, em que ocupa dois ninhos, com fluxo de indivíduos entre eles. A fase polidômica pode durar meses até que sejam formadas duas colônias independentes. As colônias, parental e filha, podem competir fortemente devido à proximidade entre elas. O processo de fissão interfere no comportamento extra-ninho das operárias que, após a fissão, aumentam a frequência de marcação química do substrato, diminuindo em compensação o tempo dedicado ao forrageio durante a atividade extra-ninho. As forrageadoras, que após a fissão têm seu número reduzido à metade, também tendem a permanecer mais próximas do ninho depois do evento de fissão (MEDEIROS E ARAÚJO, 2014).

Essa forma de reprodução gera hierarquia entre a gamergate e as demais operárias. A fêmea alfa e as virgens possuem ovários mais desenvolvidos e maiores quantidades de hidrocarbonetos cuticulares (9-C_{31}) que as fêmeas subordinadas (PEETERS et al., 1999). As operárias que estão imediatamente abaixo da gamergate na hierarquia (beta, gama, etc.) podem ovipositar, embora em menor número de ovos (MONNIN; PEETERS, 1997). Contudo a gamergate pode consumir esses ovos provenientes das fêmeas subordinadas. Ela sempre discrimina seus próprios ovos daqueles das demais fêmeas, provavelmente pela quantidade de hidrocarboneto 9-C_{31} passado pela cutícula da gamergate. Ainda utilizando os hidrocarbonetos cuticulares, a fêmea alfa pode marcar quimicamente uma fêmea subordinada oponente e esta será punida com agressões feitas por fêmeas de baixo ranking hierárquico, seja com imobilização ou até mutilação (MONNIN; RATNIEKS, 2001).

Divisão de trabalho

A existência de hierarquia também pode ser uma das razões da geração de divisão de trabalho. A divisão de trabalho é uma das características primordiais dos insetos sociais, resultado de um sistema auto-organizado, baseado no suprimento e demanda de operárias para realizar determinadas tarefas (ANDRADE, 2010; WILSON, 1971). Ela é apontada como o fator principal do sucesso ecológico dos insetos sociais e fundamental na organização dessas sociedades por otimizar as atividades dentro da colônia (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

Todos os insetos sociais apresentam divisão de trabalho reprodutivo, onde um grupo pequeno realiza essa função, geralmente a casta de rainhas, enquanto que as operárias mantêm a colônia, bem como o cuidado com a prole (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). A especialização em castas é uma característica organizacional típica de muitas espécies de formigas, porém, esta característica está pouco presente entre as formigas da subfamília Ponerinae, consideradas comportamental e morfologicamente primitivas (ANDRADE, 2010; DEJEAN; LACHAUD, 1994). Nesta subfamília, a casta de rainhas foi evolutivamente perdida em algumas espécies, e uma ou mais operárias, chamadas de fêmeas alfas, podem acasalar e colocar ovos (PEETERS, 1993, 1997).

Alguns fatores são conhecidos por influenciar a divisão de tarefas entre e dentre castas, como nutrição (SMITH et al., 2011), expectativa de vida (MOROŃ et al., 2008), genética (WADDINGTON et al., 2010), experiência (RAVARY et al., 2007; MUSCEDERE et al., 2009) morfologia do indivíduo e idade (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Na subfamília Ponerinae, a maioria dos estudos sobre divisão de tarefas mostra ausência de polimorfismo na casta de operárias e tendência ao polietismo etário (ANDRADE 2010; PEIXOTO et al., 2008).

No polietismo etário, o perfil comportamental de indivíduos mais jovens difere do encontrado em indivíduos mais velhos, seguindo geralmente um padrão em que operárias jovens exercem tarefas dentro do ninho, principalmente o cuidado com imaturos, enquanto as atividades consideradas de maior risco, como o forrageio e a defesa de ninho, são desempenhadas por operárias mais velhas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Esses altos riscos enfrentados por indivíduos que forrageiam, possivelmente impulsionaram a evolução do polietismo etário, uma vez que seria menos oneroso para a colônia perder ocasionalmente as operárias mais velhas durante as tarefas de alto risco (JEANNE, 1986).

Nas formigas do gênero *Dinoponera*, sabe-se que a divisão de trabalho reprodutivo é mantida por comportamentos de hierarquia de dominância. Subordinadas formam uma hierarquia de dominância não linear, relativamente curta com algumas variações dependendo do tamanho da colônia. Três a cinco operárias ocupam altos postos hierárquicos, sendo a fêmea alfa a reprodutora (*Dinoponera quadriceps:* MONNIN; PEETERS, 1999; ASHER et al., 2013; *Dinoponera australis* e *Dinoponera gigantea:* MONNIN et al., 2003). A idade dos indivíduos influencia no estabelecimento dessa hierarquia (ANDRADE, 2010; PEIXOTO et al., 2008; ANDRADE, 2010), de maneira que operárias mais jovens são mais agressivas e permanecem no topo de hierarquia. Essas operárias tendem a substituir as mais velhas no ranking hierárquico, com exceção apenas da fêmea alfa (MONNIN E PEETERS, 1999; PEIXOTO et al., 2008). São operárias de alto posto que competem por oportunidades de substituir a fêmea reprodutora (MONNIN et al., 2003). Os padrões de comportamento dos indivíduos que fazem parte de uma hierarquia não linear são diferentes dos padrões das demais operárias (MONNIN; PEETERS, 1999; PEIXOTO et al., 2008). Operárias de posto hierárquico inferior têm chances reduzidas de reproduzir e realizam mais tarefas na colônia, para aumentar a sua aptidão inclusiva (MONNIN et al., 2003). Enquanto operárias de posto superior despendem mais tempo próximos aos imaturos, possíveis locais de conflito para estabelecer hierarquia (ASHER et al., 2013).

Em *Dinoponera quadriceps*, formigas de hierarquia alta se dedicam quase que exclusivamente a tarefas relacionadas ao cuidado à prole, sendo esse comportamento associado ao potencial reprodutivo (ASHER et al., 2013), raramente outros indivíduos que não fazem parte do ranking se envolvem nesse tipo de atividade (ANDRADE, 2010; MONNIN; PEETERS, 1999; PEIXOTO et al., 2008). A tarefa de manutenção é realizada por operárias de hierarquia média enquanto que a tarefa de forrageio é realizada por operárias de posição hierárquica baixa (ASHER et al., 2013).

Em *Dinoponera lucida*, resultados sugerem que a idade influencia na divisão de trabalho dessa espécie. Foi observado que operárias jovens realizam com maior frequência comportamentos de cuidado à prole, e os mais velhos as tarefas de

manutenção e forrageio. No entanto, não foi observada a associação entre a idade e o posto hierárquico (PEIXOTO et al., 2008). Estudo com *Dinoponera australis* sugere ainda que o estado nutricional das operárias está associado com a divisão de trabalho em sociedades de formigas em que não existe distinção entre rainhas e operárias. Nesse caso, operárias com menor teor de gordura são mais prováveis de forragear, diferentemente daquelas com um teor de gordura alto que realizam tarefas próximas dos ovos e são capazes de disputar oportunidades reprodutivas (SMITH et al., 2011). Assim, a nutrição da operária seria também um potencial organizador da divisão de trabalho em sociedades de insetos sem rainha, como o gênero *Dinoponera.*

Como visto ao longo deste capítulo, *Dinoponera* é um gênero de formigas com características particulares em relação às demais como ausência de rainhas, hierarquia entre operárias, grande tamanho corporal e forrageio solitário, permitindo estudos ecológico-comportamentais com testes de modelos teóricos. Apesar disso, a maioria das espécies do gênero é ainda muito pouco estudada.

Referências

ANDRADE, A. C. da S. **Aspectos da Ecologia Comportamental de *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae).** 80 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Núcleo de Pós Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão – SE, 2010.

ARAÚJO, A.; RODRIGUES Z. Foraging behavior of the queenless ant *Dinoponera quadriceps* Santschi (Hymenoptera: Formicidae). **Neotropical Entomology,** New York, v. 35, p. 159–164, 2006.

ASHER, C.L.; NASCIMENTO, F.S.; SUMNER, S.; HUGHES, W.O.H. Division of labour and risk taking in the dinosaur ant, *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News,** Viena, v. 18, p. 121–129, 2013.

AZEVEDO, D.L.O. **O Papel das Rotas e da Obtenção de Informações Sobre a Eficiência no Forrageio de *Dinoponera quadriceps* em Ambiente Natural**. Dissertação de mestrado em Psicobiologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Natal, p. 84, 2009.

AZEVEDO, D.L.O.; MEDEIROS, J.C.; ARAÚJO, A. Adjustments in the time, distance and direction of foraging in *Dinoponera quadriceps* workers. **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 27, p. 177-191, 2014.

BERNSTEIN, R.A. Foraging strategies of ants in response to variable food density. **Ecology**, Ythaca, v. 56, p. 213-219, 1975.

CERDÁ, X. Behavioural and physiological traits to thermal stress tolerance in two Spanish desert ants. **Etología,** Barcelona, v. 9, p. 15-27, 2001.

CERDÁ, X.; RETANA, J. Influencia de los factores ambientales sobre la actividad diaria de recolección de la hormiga Cataglyphis ibérica (Em.) (Hym.: Formicidae). **Anales de Biología**, Barcelona, v. 15, p. 75-82, 1989.

TILLBERG C.V.; EDMONDS, B.; FREAUFF, A.; HANISCH, P.E.; PARIS, C.; SMITH, C.R.; TSUTSUI, N.D.; WILLS, B.D.; WITTMAN, S.E.; SUAREZ A.V. Foraging ecology of the tropical giant hunting ant *Dinoponera australis* (Hymenoptera: Formicidae) – evaluating mechanisms for high abundance. **Biotropica**, San Francisco, v. 46, p. 229-237, 2014.

CROS, S.; CERDÁ, X.; RETANA, J. Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. **Écoscience**, Laval, v. 4, p. 269-278, 1997.

DÉJEAN, A.; LACHAUD, J.-P. Ecology and behavior of the seed-eating ponerine ant *Brachyponera senaarensis* (Mayr). **Insectes Sociaux**, Basel, v. 41, n. 2, p. 191–210, 1994.

FORMIGONI, M.H.; XAVIER, A.C.; LIMA, J.S.S. Análise temporal da vegetação na região do Nordeste através de dados EVI do MODIS. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 21, p. 1-8, 2011.

FOURCASSIÉ, V.; HENRIQUES, A.; FONTELLA, C. Route fidelity and spatial orientation in the ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae) in a primary forest: a preliminary study. **Sociobiology**, Feira de Santana, v. 34, p. 505-524, 1999.

FOURCASSIÉ, V.; OLIVEIRA, P.S. Foraging ecology of the giant Amazonian ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae): activity schedule, diet and spatial foraging patterns. **Journal of Natural History**, New York, v. 36, p. 2211-2227, 2002.

HART, A.G.; RATNIEKS, F.L.W. Crossing the taxonomic divide: conflict and its resolution in societies of reproductively totipotent individuals. **Journal of Evolutionary Biology**, Londres, v. 18, p. 383–395, 2005.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E.O. **The Ants**. Cambridge, MA: Harvard University Press, 732 pp. 1990.

JEANNE, R.L. The evolution of the organization of work in social insects. **Monitore Zoologico Italiano**, Florença, v. 20, p. 119-133, 1986.

KEMPF, W.W. A preliminary review of the ponerine ant genus *Dinoponera* Roger (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica**, Petropolis, v. 14, p. 369-394, 1971.

LENHART, P.A.; DASH, S.T.; MACKAY, W.P. A revision of the giant Amazonian ants of the genus Dinoponera (Hymenoptera, Formicidae). **Journal of Hymenopteran Research**, Sófia, v. 31, p. 119–164, 2013.

MCLEMAN, M.A.; PRATT, S.C.; FRANKS, N.R. Navigation using visual landmarks by the ant *Leptothorax albipennis*. **Insectes Sociaux**, Basel, v. 49, p. 203-208, 2002.

MEDEIROS, J.C. **Ritmo de Atividade de Forrageio de *Dinoponera quadriceps* em Ambiente Natural.** Dissertação de mestrado em Psicobiologia da Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Natal, p. 45, 2012.

MEDEIROS J.C.; ARAÚJO A. Workers' Extra-Nest Behavioral Changes During Colony Fission in Dinoponera quadriceps (Santschi). **Neotropical Entomology**, New York, v. 43, p. 115–121, 2014.

MEDEIROS, J.; ARAÚJO, A.; ARAÚJO, H.F.P.; QUEIROZ, J.P.C.; VASCONCELOS, A. Seasonal activity of *Dinoponera quadriceps* Santschi (Formicidae, Ponerinae) in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia,** Curitiba, v. 56, p. 81-85, 2012..

MEDEIROS, J., AZEVEDO, D. L. O., SANTANA, M. A. D., LOPES, T. R. P.; ARAÚJO, A. Foraging activity rhythm of the queenless ant, Dinoponera quadriceps, in its natural environment. **Journal of Insect Science**, 14 (220), 2014.

MONNIN, T. MALOSSE, C.; PEETERS, C. Solid-phase microextraction and cuticular hydrocarbon differences related to reproductive activity in queenless ant *Dinoponera quadriceps*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 24, p. 473–490, 1998.

MONNIN, T.; PEETERS, C. Cannibalism of subordinates' eggs in the monogynous queenless ant *Dinoponera quadriceps*. **Naturwissenschaften**, Berlim, v. 84, p. 499–502, 1997.

MONNIN, T.; PEETERS, C. Monogyny and regulation of worker mating in the queenless ant *Dinoponera quadriceps*. **Animal Behaviour**, New York, v. 55, p. 299–306, 1998.

MONNIN, T.; PEETERS, C. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. **Behavioral Ecology,** Oxford, v. 10, p. 323–332, 1999.

MONNIN, T.; RATNIEKS, F.L.W. Policing in queenless ponerine ants. **Behavioural Ecology and Sociobiology**, New York, v. 50, p. 97-108, 2001.

MONNIN, T.; RATNIEKS, F.L.W.; BRANDÃO, C.R.F. Reproductive conflict in animal societies: Hierarchy length increases with colony size in queenless ponerine ants. **Behavioural Ecology and Sociobiology**, New York, v. 54, p. 71–79, 2003.

MORGAN, R.C. Natural history notes and husbandry of the Perúvian giant ant *Dinoponera longipes* (Hymenoptera: Formicidae). In: **Invertebrates in captivity conference SASI-ITAG**, 1993.

MOROŃ, D.; WITEK, M.; WOYCIECHOWSKI, M. Division of labour among workers with different life expectancy in the ant *Myrmica scabrinodis*. **Animal Behaviour,** New York, v. 75, p. 345–350, 2008.

MUSCEDERE, M.L.; WILLEY, T.A.; TRANIELLO, J.F. Age and task efficiency in the ant *Pheidole dentata*: young minor workers are not specialist nurses. **Animal Behaviour**, New York, v. 77, p. 911–918, 2009.

PAIVA, R.V.S.; BRANDÃO, C.R.F. Nests, worker population, and reproductive status of workers, in the giant queenless ponerine ant *Dinoponera* Roger (Hymenoptera Formicidae). **Ethology, Ecology and Evolution**, Florença, v. 7, p. 297-312, 1995.

PEETERS, C. Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens. In: **Queen Number and Sociality in Insects**. Oxford, Oxford University Press, p. 235-261, (1993)

PEETERS, C. Morphologically "primitive" ants: comparative review of social characters, and the importance of queen-worker dimorphism. In: **The Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids**. Cambridge, Cambridge University Press, p. 372-391, 1997.

PEETERS, C.; ITO, F. Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social Hymenoptera. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 46, p. 601-630, 2001.

PEIXOTO, A.V.; CAMPIOLO, S., LEMES, T.N. ; DELABIE, J.H.C. ; HORA, R.R. Comportamento e estrutura reprodutiva da formiga Dinoponera lucida Emery (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasilera de Entomologia**, Curitiba, v. 52, p. 88–94, 2008.

PEIXOTO, A.V.; CAMPIOLO, S.; DELABIE, J.H.C. Basic ecological information about the threatened ant, *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae), aiming its effective long-term conservation. In: TEPPER G.H., Editor. p. 183-213. **Species Diversity and Extinction.** New York, Nova Science Publishers Inc. 2010.

POL, R.; CASENAVE, J.L. Activity patterns of harvester ants *Pogonomyrmex pronotalis* and *Pogonomyrmex rastratus* in the Central Monte Desert, Argentina. **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 17, n. 5, p. 647-661, 2004.

POL, R.G.; LOPEZ, D.E.; CASENAVE, J.; PIRK, G.I. Influence of temporal fluctuations in seed abundance on the foraging behaviour of harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.) in the central Monte desert, Argentina. **Austral Ecology**, Sidney, v. 36, p. 320-328, 2011.

RAVARY, F.; LECOUTEY, E. ; KAMINSKI, G. ; CHALINE, N.; JAISSON, P. Individual experience alone can generate lasting division of labor in ants. **Current Biology,** Amsterdam, v. 17, p. 1308–1312, 2007.

SMITH, C.R.; SUAREZ, A.V.; TSUTSUI, N.D.;, WITTMAN, S.E.; EDMONDS, B.; FREAUFF, A.; TILLBERG, C.V. Nutritional asymmetries are related to division of labor in a queenless ant. **PLoS One,** Washington, v. 6, n. 8, e24011, 2011.

VASCONCELLOS, A.; SANTANA, G.G.; SOUZA, A.K. Nest spacing and architecture, and swarming of males of *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae) in a remnant of the Atlantic forest in northeast Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 64, p.357-362, 2004.

WADDINGTON, S.J.; SANTORELLI, L.A.; RYAN, F.R.; HUGHES, W.O.H. Genetic polyethism in leaf-cutting ants. **Behavioral Ecology**, Oxford, v. 21, p. 1165–1169, 2010.

WILSON, E. O. **The Insect Societies.** Cambridge, Mass: Belknap Press of Harvard University Press, 1971.

WILSON, E. O. **Sociobiology**. Londres: Belknap Press of Harvard University Press, 366p. 1980.

17

Morfologia interna de poneromorfas

José Eduardo Serrão, Luiza Carla Barbosa Martins,
Pollyanna Pereira dos Santos, Wagner Gonzaga Gonçalves

Resumo

Este capítulo é basicamente uma descrição morfológica dos órgãos e sistemas de formigas poneromorfas, tanto do ponto de vista anatômico como da organização histológica. Os órgãos internos dos insetos costumam apresentar uma grande variedade de aspectos morfológicos específicos, porém alguns dos sistemas são mais susceptíveis a estas variações, que geralmente estão associadas com padrões evolutivos, fisiológicos e comportamentais. Considerando a complexidade fisiológica e comportamental das formigas, os principais órgãos internos que podem ter alguma relação com estas características são aqueles dos sistemas reprodutores feminino e masculino, sistema digestório e glândulas exócrinas. Portanto, estes serão os sistemas internos considerados nesta descrição.

Assim como os órgãos internos apresentam variações associadas à história de vida das formigas, a grande diversidade de espécies incluídas em poneromorfas torna o conhecimento dos órgãos uma atividade bastante trabalhosa e complexa. Por esta razão, decidimos escolher a formiga *Pachycondyla striata* como um organismo modelo dentre os representantes das poneromorfas.

SERRÃO, José Eduardo; MARTINS, Luiza Carla Barbosa; SANTOS, Pollyanna Pereira dos; GONÇALVES, Wagner Gonzaga. Morfologia interna de poneromorfas. **Poneromorfas do Brasil**, Ilhéus, 2015. p. 247-269.

Abstract

Internal morphology of poneromorph ants - This chapter concerns the anatomical and histological description of the main organs and systems of a poneromorph ant. The internal organs of insects often exhibit great variation between taxa, but some of the systems are more prone to variation than others. Features where this variability exists are generally associated with insect development, physiology and behaviour. Considering the physiological and behavioural complexity of ants, the main internal organs that may have some relationship with these features are the female and male reproductive systems, digestive tract and exocrine glands. These are the internal organs considered in this chapter.

Because the internal organs exhibit variations associated with the life history of ants, the great diversity of species represented within the poneromorphs makes knowledge of the organs a difficult and complex task. For this reason, we have chosen *Pachycondyla striata* as a model, representative poneromorph to describe the main internal organs.

1 Sistema reprodutor feminino

O sistema reprodutor feminino dos insetos, de maneira geral, está formado por um par de ovários que se ligam a um par de ovidutos laterais que se juntam para formar o oviduto comum que termina na câmara genital.

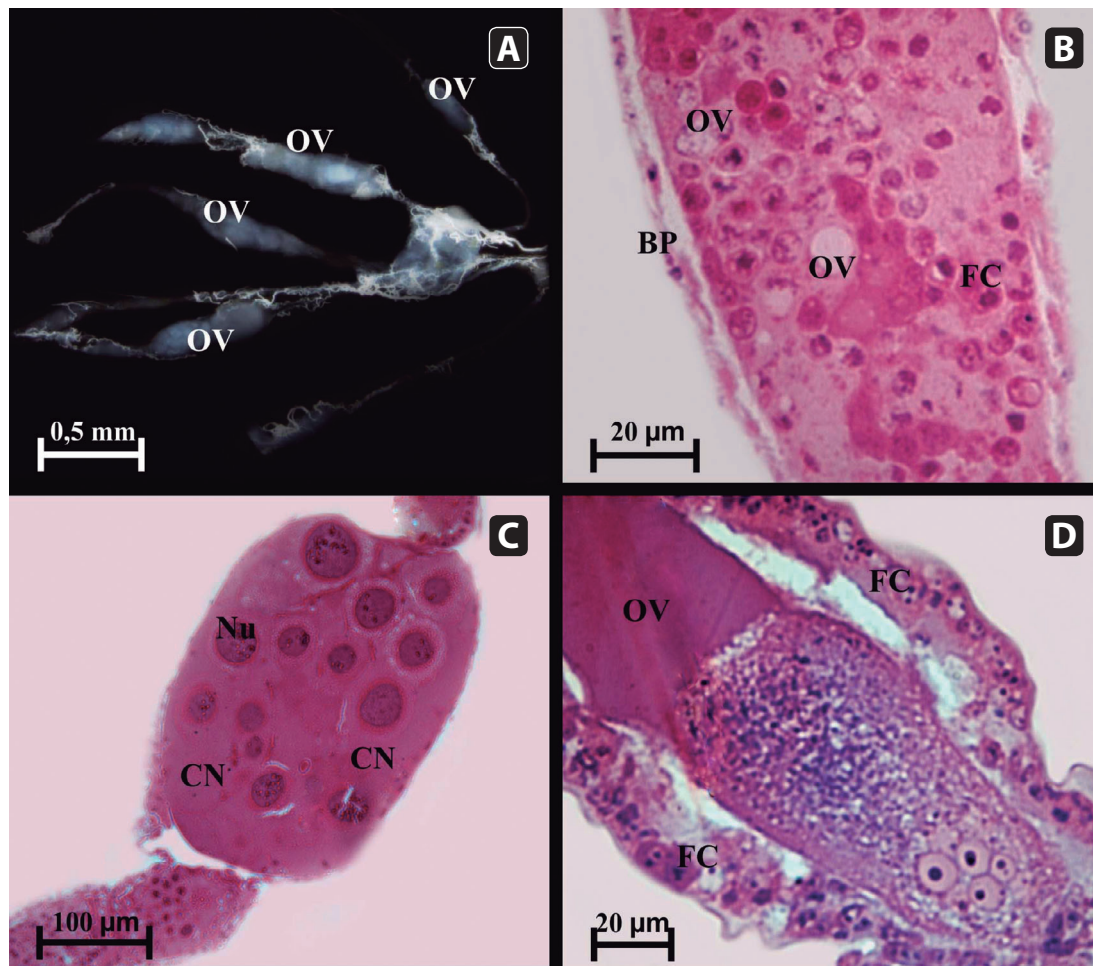
Os ovários são constituídos por um conjunto de tubos de ovos denominados ovaríolos (Figura 17.1A). Nos representantes de poneromorfas, Camargo-Mathias et al. (1997) reportam que o número de ovaríolos encontrado em cada ovário varia entre as espécies e mesmo entre os ovários esquerdo e direito de uma mesma formiga, sendo o menor número de três ovaríolos/ovário e o maior número de 15. Em *Pachycondyla striata* são encontrados de 4-8 ovaríolos/ovário nas operárias e de 6-7 ovaríolos/ovário nas rainhas.

Nas formigas não há uma cápsula envolvendo os ovários e cada ovaríolo é um tubo longo de ovos revestido por uma bainha peritoneal formada por células musculares viscerais e elementos traqueais (Figura 17.1B). Ao longo do ovaríolo, podem ser diferenciadas três regiões do ápice em direção ao oviduto lateral: filamento terminal, germário e vitelário.

O filamento terminal apresenta calibre estreito sendo preenchido por células pequenas e justapostas. A função primordial do filamento terminal tem sido atribuída como uma região de sustentação dos ovários. Entretanto, esta região é pouco estudada em formigas e é possível que nesta região do ovaríolo estejam as células-tronco das células pré-foliculares e das células germinativas (CRUZ-LANDIM, 2009).

O germário é mais dilatado que o filamento terminal e nele estão presentes células somáticas que compreendem o tecido pré-folicular e células germinativas, representadas pelas ovogônias (Figura 17.1B). As ovogônias são células esféricas com núcleo bem desenvolvido e citoplasma claro, enquano as células pré-folicuares estão em maior número e são caracterizadas por um núcleo evidente e citoplasma acidófilo (Figura 17.1B).

Nas formigas, como nos demais Hymenoptera, os ovários são classificados como do tipo merotístico politrófico, no qual cada ovócito em desenvolvimento no interior do ovaríolo é acompanhado por um conjunto de células nutridoras (trofócitos). No germário desse tipo de ovário, uma ovogônia se divide por mitose originando uma ovogônia primária e uma ovogônia secundária. A ovogônia secundária passa por diversos ciclos de mitoses formando cistos que são caracterizados por células que permanecem interconectadas por pontes citoplasmáticas, denominadas fusomas. Ao final do ciclo de divisões, uma das células (geralmente aquela com maior número de pontes citoplasmáticas) se diferencia no ovócito e as demais formam as células nutridoras. Assim, o ovócito e suas células nutridoras associadas têm origem a partir da mesma ovogônia primordial (BUNING, 1994; LISBOA et al., 2005). Quase ao mesmo tempo, as células pré-foliculares também passam por ciclos de divisão e se associam ao ovócito e às células nutridoras, revestindo-os e formando as câmaras ovocítica e nutridora (Figuras 17.1C, 17.1D).

FIGURA 17.1 – Ovário de *Pachycondyla striata*. A) vista geral do ovário com quatro ovaríolos (OV) ativos e dois inativos. B) Corte histológico do germário do ovarílo mostrando ovócitos (OV) e células foliculares (FC) no início do desenvolvimento. Notar a bainha peritoneal (BP) envolvendo o ovaríolo. C) Corte histológico de um folículo no vitelário mostrando a câmara nutridora com as células nutridoras (CN) com núcleos (Nu) bem desenvolvidos. D) Corte histológico de um folículo maduro no vitelário com ovócito desenvolvido (OV) e células foliculares (FC) em degeneração.

Assim que deixam o germário, os ovócitos e as células nutridoras adentram no vitelário, que é a parte mais longa do ovaríolo. No início do vitelário, o ovócito está no estágio previtelogênico, crescendo pela aquisição de material citoplasmático, principalmente mRNA produzido pelas células nutridoras e transportado para ovócito pelas pontes citoplasmáticas. Durante esta etapa, o crescimento do ovócito é lento. Quando o ovócito encontra-se na porção mediana do vitelário, as células nutridoras estão exauridas e passam por um processo de degeneração e reabsorção. A partir desse momento, o ovócito entra na fase de vitelogênese, na qual irá absorver nutrientes a partir da hemolinfa, os quais são estocados como grânulos de vitelo (Figura 17.1D) ricos em proteína, carboidratos e lipídios que fornecerão os nutrientes para o desenvolvimento do embrião, após a fertilização (BUNING, 2004).

Como os ovócitos estão envolvidos pelas células foliculares, os nutrientes absorvidos a partir da hemolinfa devem cruzar essa camada de células foliculares, o que ocorre devido a separação das mesmas por modificações no citoesqueleto de actina. Embora haja indicação que os nutrientes da hemolinfa atinjam a superfície do ovócito por entre os espaços intercelulares das células foliculares, há também evidências de transporte transcelular (por dentro das células foliculares). Terminado o acúmulo de vitelo pelos ovócitos, as células foliculares se reorganizam e iniciam a síntese do córion que corresponde ao envoltório (casca) dos ovócitos, que nos insetos é de composição basicamente proteica (KING & AKAI, 1982; RONNAU et al., 2015).

Com o fim da deposição do córion, as células foliculares degneram e o ovócito é liberado para o oviduto comum. Cada oviduto comum é

formado por uma única camada de células cúbicas. Externamente, há presença de músculos viscerais que auxiliam no transporte do ovócito até o oviduto comum. Como o oviduto comum tem origem ectodérmica, seu epitélio é revestido por uma fina cutícula que apresenta algumas projeções em forma de espinhos, que em conjunto com movimentos musculares auxiliam no transporte do ovócito.

Uma estrutura comumente encontrada associada ao sistema reprodutor feminino de insetos é a espermateca, que tem a função de armazenar os espermatozoides recebidos dos machos após a cópula. Em *P. striata* a espermateca mostra-se como uma bolsa relativamene esférica (reservatório) conectada na transição do oviduto comum para a vagina por um ducto. A parede do reservatório é formada por uma camada única de células cúbicas revestidas por uma fina cutícula, enquanto a parede do ducto da espermateca apresenta ainda uma musculatura. A espermateca tem a função de estocar e manter os espermatozoides viáveis durante a vida fértil da formiga. Além disso, ela provavelmente participa do controle da inseminação dos ovócitos na vagina devido a ação dos músculos de seu ducto (CARDOSO et al., 2008).

Como na maioria dos Hymenoptera Aculeata, não há glândulas acessórias ao sistema reprodutor feminino, pois estas se diferenciaram nas glândulas de veneno e na glândula de Dufour descritas na seção de glândulas exócrinas.

2 **Sistema reprodutor masculino**

O sistema reprodutor de poneromorfas, assim como nos demais insetos, está formado por um par de testículos que se abrem em um par de vasos deferentes (*vasa deferentia*) e seguem em um ducto ejaculatório (Figura 17.2A).

Na maioria dos poneromorfos, cada testículo apresenta-se em uma estrutura compacta delimitada por uma fina bainha peritoneal celular. Entretanto, quando se remove a bainha peritoneal é possível observar que cada testículo é formado por folículos testiculares (túbulos seminíferos) cujo número varia de 3-4 por testículos (Figura 17.2A).

Cada folículo testicular, ao longo de sua extensão, apresenta espermatozoides em diferentes graus de diferenciação. Neste sentido, a porção apical do folículo testicular corresponde ao germário, onde estão as espermatogônias (células-tronco) que ao se dividirem mitoticamente originam uma espermatogônia secundária ou B ou cistoblasto, que é envolvida por uma célula somática, a célula cisto.

Tanto a espermatogônia quanto a célula cisto continuam a se dividir aumentando o número de espermatogônias (que passam a ser chamadas de cistócitos) que permanecem envolvidas pelas células citos, formando cistos. Durante as divisões das espermatogônias para formar os cistócitos, a divisão do citoplasma é incompleta, de maneira que as células permanecem ligadas por pontes citoplasmáticas. A região folículo testicular, onde são encontrados os cistos, é conhecida como zona de crescimento (CRUZ-LANDIM, 2009).

Terminado o número de divisões mitóticas das espermatogônias, que é específico para cada espécie de formiga, estas células entram em divisão meiótica, transformando-se em espermatócitos I. Esta região do folículo testicular é denominada zona de maturação ou redução, pois cada espermatócito passa pelas duas divisões da meiose originando as espermátides. Vale lembrar que como a determinação do sexo nas formigas é pelo sistema haplo-diploide, no qual os machos são haploides, a meiose é especial, não havendo redução de número de cromossomos nos espermatozoides.

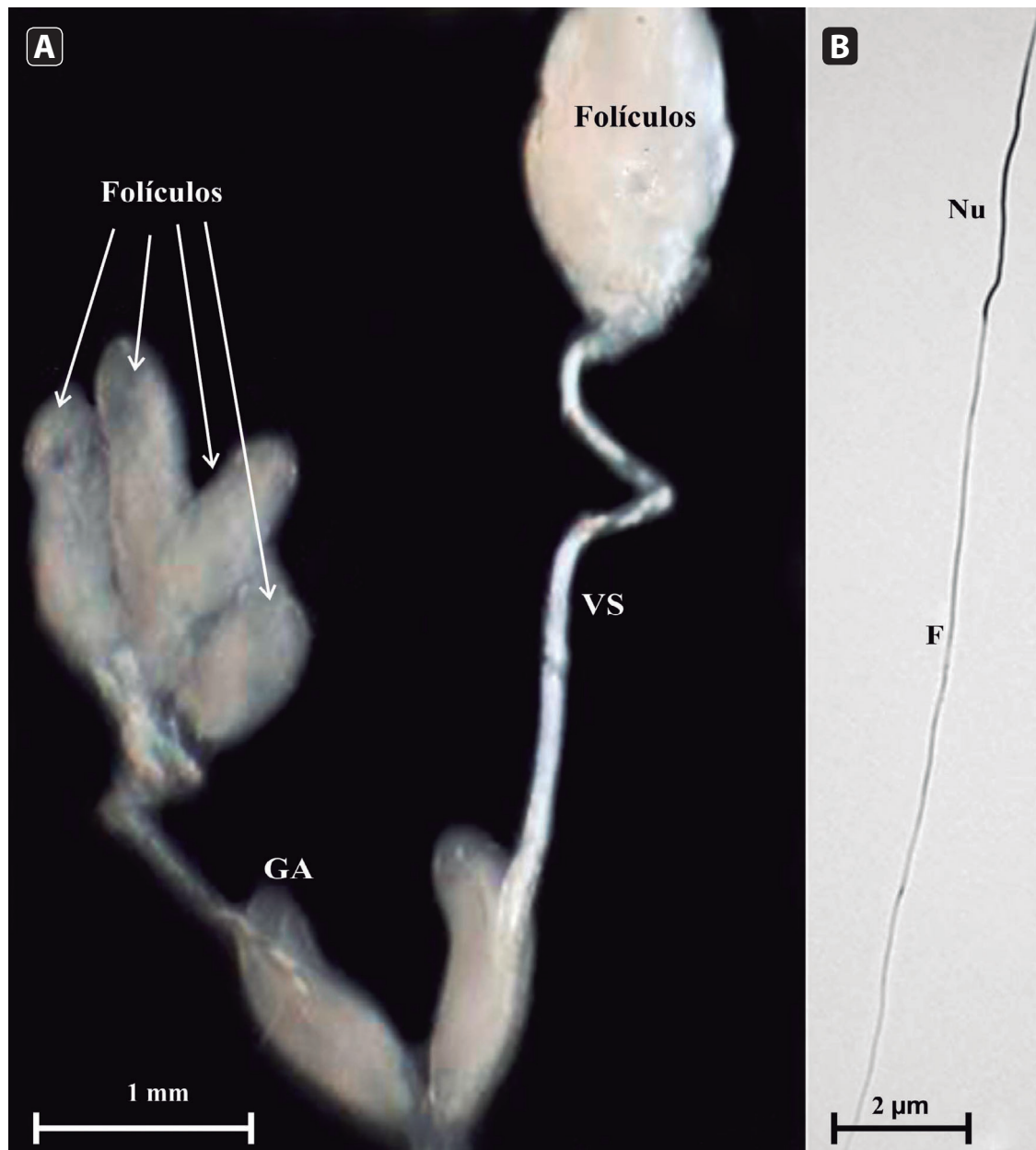
A seguir, as espermátides passam para zona de transformação dos folículos testiculares, onde completam sua modificação em espermatozoides, sendo liberados para o vaso deferente por um curto tubo denominado vaso eferente.

No vaso deferente, os espermatozoides são transportados para porção proximal, onde o tubo sofre uma pequena dilatação formando a vesícula seminal que armazena os espermatozoides que aparecem individualizados e não formando feixes como ocorre nos representantes de Myrmicinae.

O espermatozoide de poneromorfas é uma célula filamentosa, sendo possível a distinção das regiões da cabeça e do flagelo, embora ambas tenham diâmetros similares (Figura 17.2B). O comprimento dos espermatozoides varia entre as espécies de poneromorfas, sendo que para aquelas espécies com estas células conhecidas, o comprimento varia de 145 a 185 μm.

Os vasos deferentes apresentam a parede formada por uma camada única de células cúbicas, circundadas por células musculares viscerais. Na região da vesícula seminal, as células epiteliais tornam-se colunares, sugerindo que alguma secreção destas células seja responsável pela manutenção da viabilidade dos espermatozoides.

Associado ao sistema reprodutor masculino de *P. striata* há um par de glândulas acessórias tubulares de calibre grosso (Figura 17.2A).

FIGURA 17.2 – Sistema reprodutor masculino de *Pachycondyla striata*. A) Vista geral mostrando os testículos com os folículos revestidos pela bainha peritoneal (à direita) e os folículos livres (à esquerda) após a remoção da bainha peritoneal. Note o longo vaso deferente (VS) e um par de glândulas acessórias (GA). B) Detalhe de um espermatozoide mostrando o núcleo (Nu) e o longo flagelo (F)

3 Canal alimentar

Com exceção dos ecossistemas polares, as formigas ocupam quase todos os ambientes terrestres, apresentando-se com um dos maiores números de indivíduos do planeta. A família Formicidae agrupa aproximadamente 310 gêneros nos quais foram descritas cerca de 13.000 espécies (BOLTON et al., 2007). O grupo das formigas poneromorfas apresenta 55 gêneros em todo mundo, sendo que levantamentos abrangentes apontaram aproximadamente 500 espécies somente na região Neotropical (BOLTON, 1995; LATTKE, 2003; FERNÁNDEZ; SENDOYA, 2004).

A notável diversidade e o sucesso adaptativo das formigas são, em parte, resultado da variedade de propriedades estruturais e fisiológicas do trato digestivo, o que permite a utilização de uma grande diversidade de recursos vitais para a sua sobrevivência (DOW, 1987).

Apesar de as formigas poneromorfas serem consideradas predadoras generalistas, como é o

caso de *P. striata*, *P. harpax* e de diferentes espécies de *Ectatomma*, há algumas variações em seus comportamentos alimentares. A formiga *Proceratium micrommatum,* por exemplo, se alimenta preferencialmente de ovos de artrópodes, enquanto que diferentes espécies de *Leptogenys* têm preferência por isópodes terrestres. Outras formigas, como *Ectatomma tuberculatum,* acrescentam carboidratos em sua dieta, que podem ser provenientes de nectários extraflorais, polpa de frutas, ou até mesmo de secreções de hemípteros (JIMÉNEZ et al., 2008; JAFFÉ, 1993; DEJEAN; EVRAERTS, 1997).

Embora os himenópteros apresentem diferentes hábitos alimentares, estudos apontam uma relativa constância na organização anatômica e histológica de seus canais alimentares. O trato digestivo é formado por três regiões: o intestino anterior, intestino médio e intestino posterior (CHAPMAN, 2013; CRUZ-LANDIM, 2009).

O intestino anterior inicia-se na cavidade bucal, sendo composto pelas regiões da faringe, esôfago, papo e proventrículo. Essa região do trato digestivo é conhecida principalmente por conduzir e armazenar o alimento ingerido. Contudo, também é sugerido que essa região possa atuar em uma digestão química e física inicial (PAVLOVSKY; ZARIN, 1922; CAETANO, 1984; GAMA; CRUZ-LANDIM, 1984).

Após o proventrículo encontra-se o intestino médio, porção do canal alimentar que é considerada o principal centro de digestão enzimática e absorção de nutrientes. Desse modo, essa região depende de um revestimento interno denominado membrana peritrófica, o qual tem a função de proteger o intestino contra abrasões (GONÇALVES et al., 2014a; LEHANE; BILLINGSLEY, 1996).

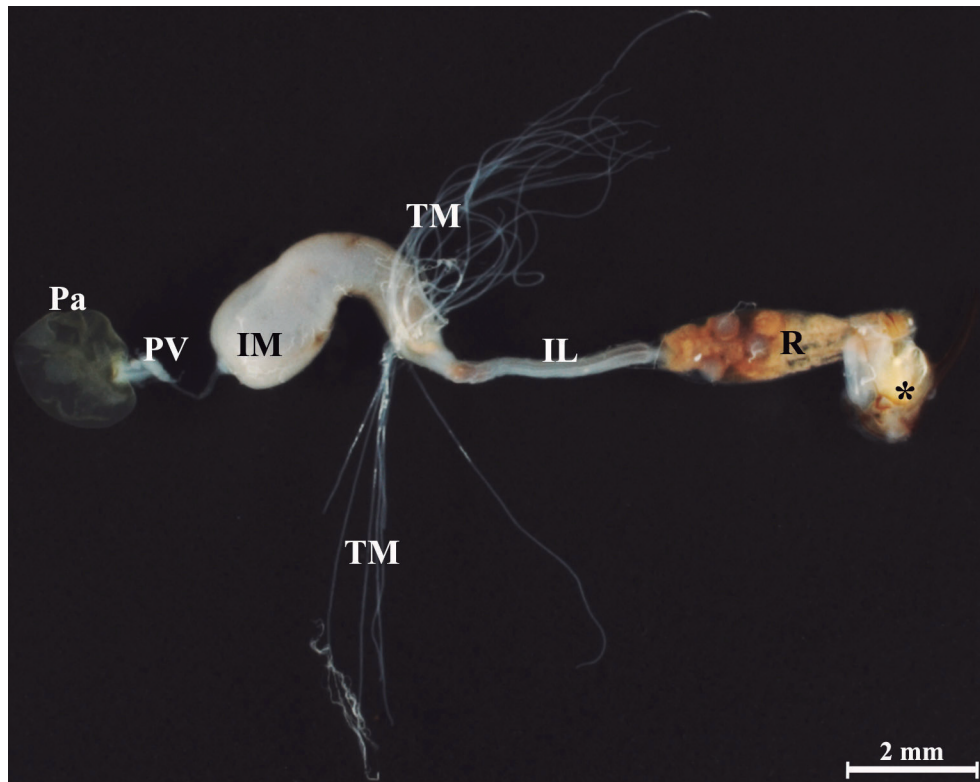
O intestino posterior é o último segmento do canal alimentar, sendo dividido em íleo e o reto. O papel primordial dessa região é reabsorver água e íons vindos do sistema excretor e do intestino médio. Essa importante função homeostática é realizada pelo íleo e especialmente pelas papilas retais, localizadas na porção anterior do reto. Além disso, o intestino anterior absorve compostos úteis parcialmente digeridos pelo intestino médio, e que foram extravasados no processo de excreção (GONÇALVES et al., 2014b; CHAPMAN, 2013; KLOWDEN, 2007).

Apesar das similaridades básicas citadas acima, estudos comparativos de determinadas partes do canal alimentar de himenópteros permitiram encontrar semelhanças entres espécies filogeneticamente relacionadas e a separação de grupos distintos (SERRÃO, 2000; CAETANO, 1984; CRUZ-LANDIM; RODRIGUES, 1967). A seguir serão descritas a anatomia e a histologia interna do canal alimentar da formiga *P. striata*.

O canal alimentar de *P. striata* seguiu a organização anatômica básica entre os himenópteros. A porcentagem no comprimento total obtido para cada região do trato digestivo é de aproximadamente 10% para o papo, 14% para o proventrículo, 28% para o intestino médio, 25% para o intestino fino e 23% para o reto. Também foi possível observar os túbulos de Malpighi entre o intestino médio e o intestino posterior. Esses filamentos alongados representaram aproximadamente 42% do comprimento total do canal alimentar (Figura 17.3). Alguns trabalhos com formigas não encontraram uma correlação entre o tamanho do trato digestivo e o tipo de alimentação, entretanto, Panizzi e Parra (1991) reportam que as espécies de *Odontomachus*, que possuem uma dieta rica em proteínas, apresentam o segmento ileal mais curto em relação ao comprimento do trato digestivo que as espécies que se alimentam de carboidratos (*honeydew*), como as formigas *Cephalotes atratus* e *Cephalotes clypeatus* (CAETANO et al., 1994; CAETANO; LAGE FILHO, 1982; FOWLER et al., 1991).

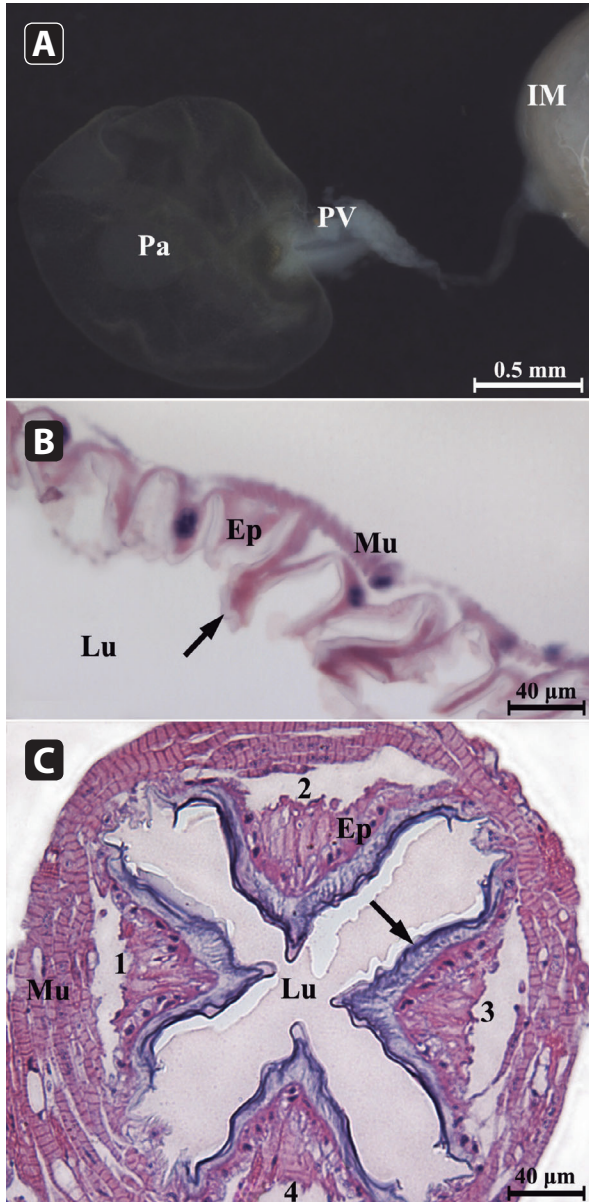
O papo apresentou-se bastante dilatado, sendo formado por um epitélio achatado, sem um limite celular definido (Figura 17.4A). Externamente, esse epitélio é revestido por fibras musculares circulares e internamente, na superfície luminal, ocorre um fino revestimento cuticular (Figura 17.4B). Em formigas, diferentes castas podem apresentar variações no tamanho do papo, sendo que castas com funções de nutrir sua cria nas ações de trofalaxia exibem papos maiores (SOLIS et al. 2013; CAETANO, 1984). O papo é visto principalmente como um órgão de estocagem de alimento, sendo sugerido que seu tamanho está mais relacionado ao volume do que ao tipo de alimento ingerido (FOWLER et al., 1991). Corroborando essa hipótese, *Pachycondyla striata*, que tem um hábito alimentar generalista, possui um papo menor que as formigas *Solenopsis saevissima* e *Cephalotes clypeatus*, que estocam exclusivamente uma grande quantidade de fluído (*honeydew*) no papo (CAETANO et al., 1994; CAETANO; LAGE FILHO, 1982; FOWLER et al., 1991).

O proventrículo de *P. striata* tem um formato alongado e calibre bem reduzido. Além disso, a região do bulbo é proeminente no interior

FIGURA 17.3 – Canal alimentar de *Pachycondyla striata* mostrando o papo (Pa), proventrículo (PV), Intestino médio (IM), íleo (IL) e reto (R). Notar a presença de inúmeros túbulos de Malpighi (TM) e o aparelho do ferrão (asterisco).

do papo, o pescoço do proventrículo apresenta uma dilatação na região anterior e um anel saliente é evidente próximo do intestino médio (Figura 17.4A). Essas características são totalmente diferentes da formiga poneromorfa *Ectatomma brunneum*; porém, assemelham-se às características exibidas por *Neoponera villosa* e *Neoponera obscuricornis* (CAETANO, 1988*)*. Além da função de filtrar partículas sólidas, o proventrículo parece ter um papel social, impedindo a entrada do alimento para o intestino médio nos processos de trofalaxia (EISTER, 1957; FOWLER et al., 1991). O proventrículo de *P. striata* mantém um epitélio cúbico, uma cutícula altamente esclerozada e uma musculatura circular desenvolvida (Figura 17.4C). Assim, a organização muscular do papo e do proventrículo de *P. striata* sugerem que em conjunto essas regiões auxiliem na elaboração e no controle do fluxo de alimento digerido (CAETANO; LAGE FIALHO, 1982; CAETANO; ZARA, 2001; EISTER, 1957; WALKER; CLOWER, 1961)–.

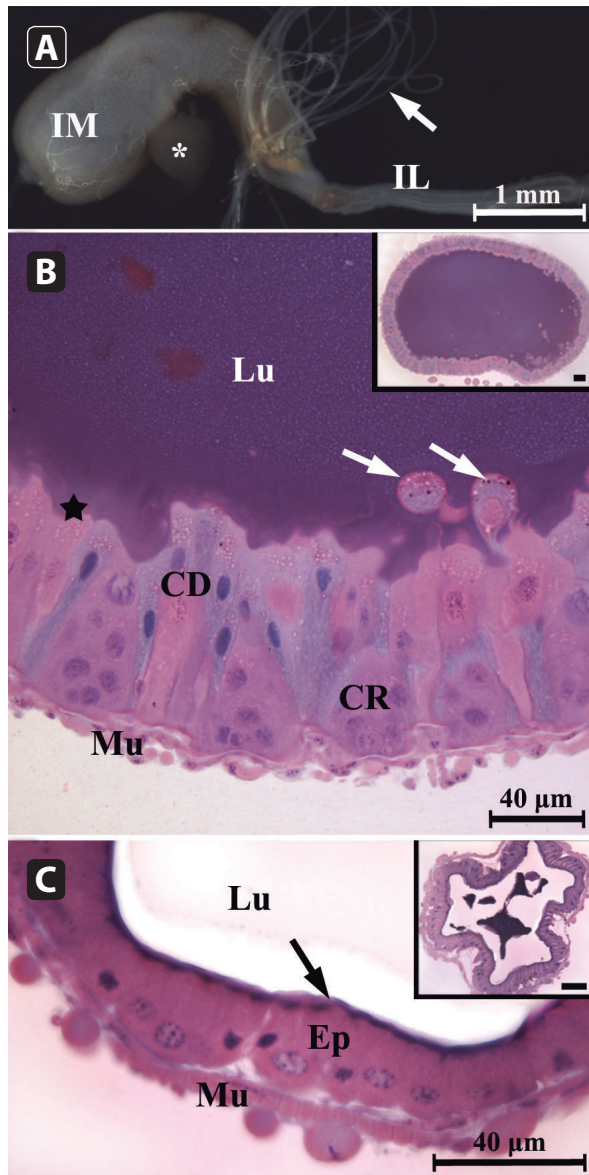
O intestino médio de *P. striata* é um dos seguimentos mais proeminentes, com sua porção anterior mais dilatada (Figura 17.5A). Essa dilatação também foi reportada em *Neoponera obscuricornis* e *Odontomachus meinerti*. Contudo, em *Ectatomma brunneum* a dilatação é ausente (CAETANO, 1988; CAETANO; LAGE FILHO, 1982). No epitélio do intestino médio de *P. striata* observam-se dois tipos celulares: as células digestivas e as células regenerativas. As células digestivas são acidófilas e ligeiramente basófilas, apresentam-se com uma morfologia colunar e com núcleos posicionados na região médio-basal. A região apical dessas células possui uma borda estriada marcada homogeneamente de forma levemente basófila; ainda nessa região são vistos pequenos grânulos vesiculares. Células digestivas com núcleos de cromatina mais descondensada liberam secreções apócrinas que parecem romper a viscosidade da membrana peritrófica, que aparece marcada de forma mais basófila que a borda estriada (Figura 17.5B). Desse modo, como nos himenópteros em geral, as células digestivas de *P. striata* apresentam características de digestão e absorção de nutrientes (GONÇALVES et al., 2014a; BUTION et al., 2006; CAETANO et al., 1994; JEANTET, 1971).

As células regenerativas de *P. striata* são ligeiramente basófilas e com núcleos de cromatina

FIGURA 17.4 – Intestino anterior de *Pachycondyla striata.* A) Aspectos anatômicos do papo (Pa) e proventrículo (PV). B) Corte histológico da parede do papo com uma fina camada muscular (Mu), epitélio (Ep) com células achatadas e uma espessa cutícula (seta) delimitando o lúmen (Lu). C) Corte histológico do bulbo do proventrículo mostrando uma forte camada muscular (Mu) envolvendo os quatro lábios móveis (1-4) que apresentam epitélio com células achatadas (Ep) e cutícula esclerosada (seta) voltada para o lúmen (Lu). IM - Intestino médio.

descondensada. Essas células mantêm-se na base do epitélio agrupadas nos denominados "ninhos de células regenerativas" (Figura 17.5B). O papel das células regenerativas é a renovação epitelial, substituindo células digestivas mortas. Contudo, essa reposição em *P. striata* não parece requerer proliferação celular, uma vez que não observamos mitoses nas células regenerativas (GONÇALVES et al., 2013; CRUZ et al., 2013; CRUZ-LANDIM et al., 1996; CRUZ-LANDIM; SILVA-DE-MORAES, 2000; CAETANO, 1984).

Com uma forma tubular, o íleo de *P. striata* é um dos segmentos mais longos e de menor calibre do canal alimentar (Figura 17.5A). Essa anatomia permite que o íleo tenha um maior contato superficial com o alimento, absorvendo com mais eficácia água e nutrientes que não foram absorvidos pelo intestino médio (GONÇALVES et al., 2014b; VILLARO et al., 1999). A morfologia das células do epitélio ileal é colunar e com núcleos posicionados na região basal da célula (Figura 17.5C); características que são comuns nos himenópteros (SANTOS; SERRÃO, 2006; VILLARO et al., 1999; CAETANO; MACHADO, 1982). Na face luminal, o íleo de *P. striata* é revestido por uma cutícula e na superfície externa observam-se duas camadas musculares; as quais são mais desenvolvidas que o revestimento muscular do intestino médio (Figura 17.5C). Esse maior desenvolvimento é justificável, uma vez que o íleo mantém um fluxo de excrementos mais desidratados (SANTOS; SERRÃO, 2006; VILLARO et al., 1999; CAETANO, 1988; WIGGLESWORTH, 1932).

Em *P. striata* o reto apresenta um formato saculiforme e na porção anterior ocorrem seis papilas retais (Figura 17.6A), diferentemente de algumas espécies do gênero *Atta* que apresentam três papilas retais (CAETANO, 1984). O epitélio retal é formado por uma camada de células pavimentosas com núcleos achatados e com seus limites não definidos (Figura 17.6B). Essas características sugerem que o epitélio retal de *P. striata* não participa de mecanismos absortivos, assim como visto para a *Formica nigricans* (GARAYOA et al., 1999). Contudo, as papilas retais de *P. striata* apresentam uma organização elaborada (Figura 17.6B). As papilas retais possuem as células basais, uma camada de células apresentando morfologia cúbica e com núcleos centrais. Diferente das células basais que estão voltadas para a hemolinfa, as células principais permanecem direcionadas para o lúmen e mostram-se como uma camada de células altas e onduladas; e na sua superfície apical ocorre um revestimento cuticular mais esclerosado que no restante do epitélio retal. As células juncionais unem as células principais e basais, formando um anel na periferia da papila retal. Essas células mostram-se extremamente estreitas e com núcleos achatados. O arranjo da papila retal cria o espaço subcuticular e o espaço subepitelial, localizado entre as células principais e as células basais (Figura 17.6B).

FIGURA 17.5 – Intestino de *Pachycondyla striata*. A) Aspectos anatômicos do intestino médio (IM) e íleo (IL). Note os túbulos de Malpighi (seta) abrindo-se no limite entre as duas regiões do intestino. Alimento extravasado do intestino médio (asterisco). B) Corte histológico do intestino médio mostrando o lúmen dilatado (detalhe) e a parede formada por músculos (Mu) e epitélio com células digestivas (CD) e ninhos de células regenerativas (CR). Note as células digestivas apresentando borda estriada (estrela) e a liberação de porções dos seus ápices (setas) para o lúmen (Lu). C) Corte histológico do íleo mostrando a parede formando vilosidades (detalhe) e a presença de músculos (Mu) e epitélio de células cúbicas (Ep) revestido por cutícula (seta) em contato com o lúmen (Lu).

A literatura reporta que nos espaços subcuticulares e intercelulares são transportados solutos ativamente (incluindo H^+); nestes espaços forma-se um gradiente osmótico que leva a um influxo de água para o espaço subepitelial que segue até a hemolinfa. O espaço subcuticular da papila retal de *P. striata* mostrou-se de forma sinuosa, dilatada e com caráter ácido, indicado por sua forte basofilia. Essas características de acidez e dilatação sugerem um mecanismo de transporte de soluto para as papilas retais de *P. striata*, no qual a alta inserção de traqueíolos pode ser requisito de uma intensa atividade metabólica (GARAYOA et al., 1999; VILLARO et al., 1999; JARIAL, 1992).

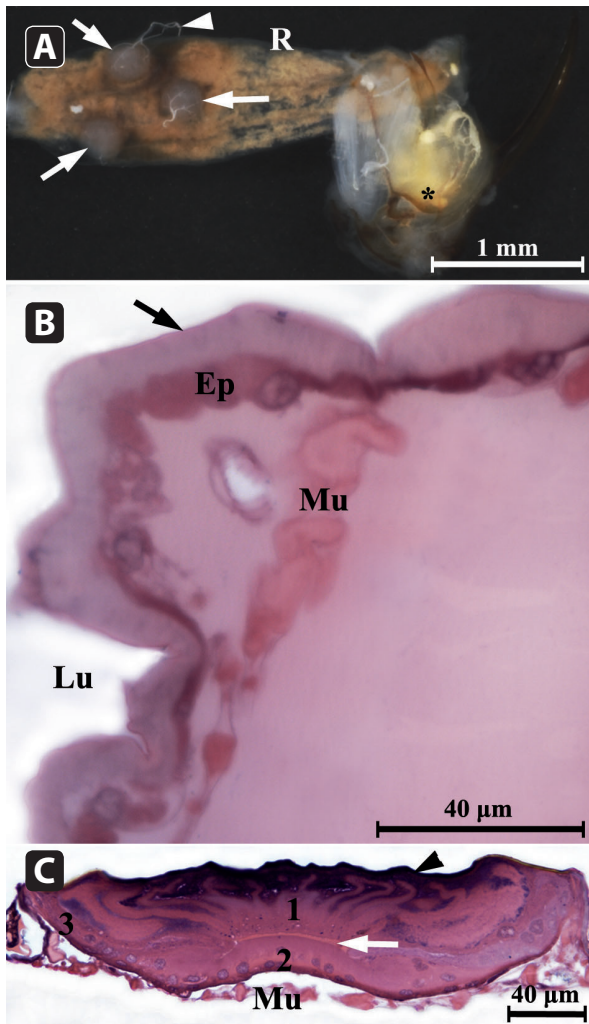
4 Glândulas exócrinas

O conhecimento de características morfológicas e fisiológicas do sistema exócrino dos Hymenoptera é importante para a compreensão de aspectos comportamentais e evolutivos desses insetos. Uma das características comuns aos insetos sociais é a diversidade de glândulas exócrinas distribuídas por todo o corpo (BILLEN, 2008). Em Formicidae, atualmente, a variedade de glândulas exócrinas chega a um total de 75 (BILLEN, 2009), que variam em sua estrutura morfológica, química e complexidade funcional (BILLEN; MORGAN, 1998;). Essas glândulas, em certos casos, são produtoras de feromônios. Portanto, os produtos das glândulas exócrinas são importantes para a comunicação intraespecífica, atuando nos processos de integração social, acasalamento, delimitação de territórios, localização de ninhos, reconhecimento dos companheiros do ninho e comunicação em geral (BILLEN, 2006).

As células glandulares podem apresentar-se isoladas ou agrupadas para formar glândulas multicelulares. As glândulas exócrinas são providas de vários tipos de canais, através dos quais a secreção chega ao local de uso, ou de liberação (CRUZ-LANDIM; ABDALLA, 2002).

Nas poneromorfas as células glandulares podem ser incluídas em dois tipos dentro da classificação de Noirot; Quennedey (1974; 1991): as glândulas da classe I representadas por células da epiderme, que se tornam secretoras, sendo as secreções produzidas por essas células liberadas para o exterior do corpo por difusão através da cutícula, e as glândulas da classe III, células secretoras que geralmente não se encontram incorporadas à epiderme, embora sejam originadas dela, essa célula secretora pode apresentar-se destacada da epiderme, é geralmente esférica e provida de um canal que a liga a um poro na cutícula, onde a secreção é descarregada.

Além desses dois tipos, Billen (2009) descreveu outras três variedades de glândulas exócrinas encontradas em Formicidae, i) glândula epitelial

FIGURA 17.6 – Reto de *Pachycondyla striata*. A) Aspecto anatômico do reto (R) mostrando três papilas retais (setas) de um total de seis. Notar a inserção dos traqueíolos (cabeça de seta) e o aparelho do ferrão (asterisco). B) Corte histológico da parede do reto mostrando forte musculatura (seta) e epitélio achatado (Ep) revestindo um amplo lúmen (Lu). C) Corte histológico da papila retal mostrando as células principais (1), células basais (2) e células juncionais (3) formando o espaço subepitelial (seta). Note a presença da cutícula (cabeça de seta) e de músculos (Mu) externamente

com reservatório (que seria a glândula da classe I com reservatório); ii) glândula da classe III com reservatório; iii) glândula da classe III que se abre na articulação da membrana.

Em formigas, algumas glândulas exócrinas ocorrem na cabeça, tórax e abdome e boa parte delas faz parte do sistema tegumentar, ou dermal, que é constituído por células epidérmicas diferenciadas de origem ectodérmica. Fazem parte deste sistema as glândulas intramandibulares, glândulas mandibulares, glândulas pró-faringeanas, glândulas pós-faringeanas, glândula salivar ou labial, glândula metapleural, glândulas de veneno e glândulas de Dufuor (Figura 17.7). Essas glândulas serão discutidas nesse capítulo.

A seguir será descrita a morfologia das glândulas da cabeça, tórax e abdome em *P. striata*.

4.1 Glândulas da cabeça

4.1.1 Glândula Mandibular

Nos Hymenoptera, as glândulas mandibulares estão presentes nos adultos de muitas espécies. Nos insetos, em geral, encontram-se dois tipos de glândulas mandibulares: as glândulas mandibulares (propriamente ditas) e as glândulas intramandibulares. A mais bem estudada e compreendida é a mandibular, a qual está envolvida em secreções de feromônios variados.

A glândula mandibular de formigas é bem conhecida pela produção do feromônio de alarme que desencadeia comportamento de alarme e defesa (BROWN et al., 1970), mas as secreções dessa glândula têm sido mencionadas como portadoras de efeito fungicida (AKINO et al.,1995).

A glândula mandibular encontra-se na cápsula cefálica (Figura 17.7), facilmente localizada na parte proximal da mandíbula (Figura 17.8A).

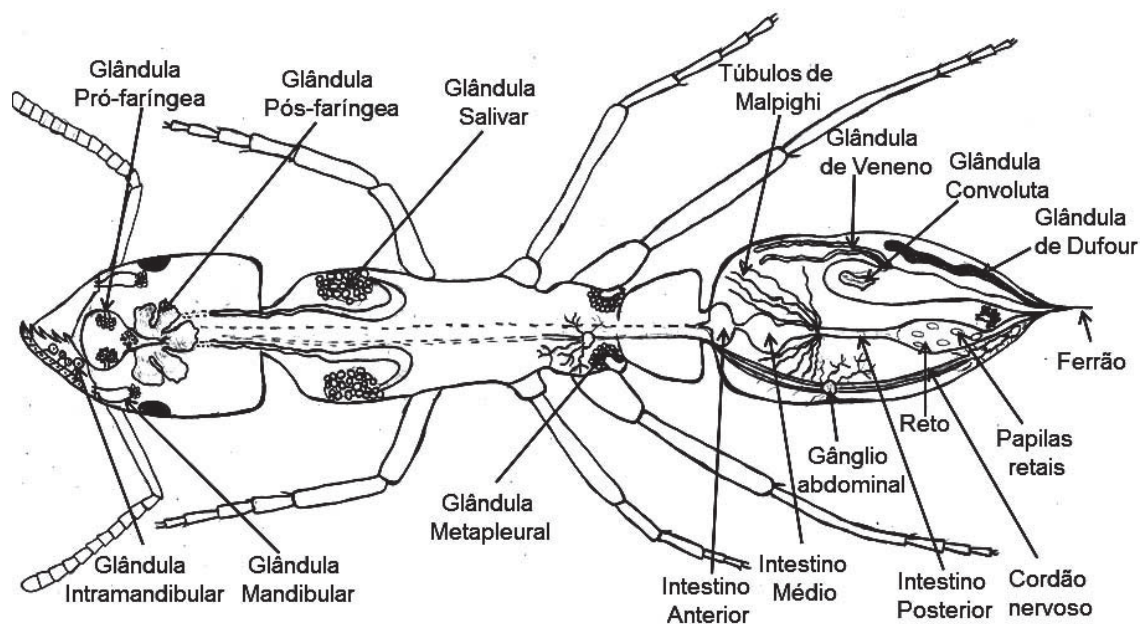
Em *P. striata* a glândula mandibular é composta por várias células secretoras da classe III, correspondente a classificação de (NOIROT; QUENNEDEY, 1974; 1991), que se sobrepõem formando uma estrutura em forma de cacho, na qual está ligado o reservatório (Figura 17.8A e 17.8B), este, por sua vez, está ligado à mandíbula através de um ducto secretor para liberação das substâncias por meio de uma estrutura filiforme, que é, na verdade, a invaginação cuticular (fenda externa) (Figura 17.8A) (GRASSO et al., 2004).

A glândula mandibular apresenta uma porção secretora constituída por glândulas da classe III que são percorridas internamente pelos canalículos coletores da secreção (Figuras 17.8B, 17.8C e 17.8D), e uma porção armazenadora (reservatório) (Figuras 17.8A e 17.8B). Cada célula apresenta um canalículo que vai até o reservatório onde é descarregada a secreção. A parede do reservatório é revestida por uma fina membrana cuticular.

As células secretoras classe III são pouco vacuolizadas, seu núcleo é arredondado e apresentam cromatina descondensada (Figuras 17.8B, 17.8C e 17.8D).

4.1.2 Glândula Intramandibular

As glândulas intramandibulares foram descritas pela primeira vez em formigas (*Atta sexdens*

FIGURA 17.7 – Esquema mostrando a localização das principais glândulas exócrinas e outros órgãos

rubropilosa) por Toledo (1967). Elas diferenciam-se durante a pupação, juntamente com a diferenciação do tegumento das mandíbulas (CRUZ -LANDIM; ABDALLA, 2002), iniciam sua formação na pupa de olho rosa e estão completamente formadas em pupas de olho preto (MARTINS et al., 2013).

Até a presente data não se sabe qual a função das glândulas intramandibulares, no entanto, Roux et al., (2010) sugerem que esta glândula está envolvida no recrutamento de companheiras de ninho. Martins; Serrão (2011), diante de características morfológicas e histoquímicas, sugerem que as glândulas intramandibulares de formigas cultivadoras de fungos e Ponerini produzem substâncias químicas de natureza distinta e a ocorrência de tais glândulas varia de acordo com a tribo, e que podem ser utilizadas como caráter de valor filogenético. Características morfológicas, histoquímicas e morfométricas das glândulas intramandibulares de diferentes castas de *Atta laevigata* apoiam a hipótese de que essas glândulas podem desempenhar um papel importante na divisão do trabalho nas castas. Diferentes substâncias químicas encontradas nas glândulas intramandibulares de *Neoponera villosa* podem estar envolvidas na modulação da atividade de operárias, além disso, a presença de hidrocarbonetos e de colesterol em operárias e rainhas e sitosterol exclusivo da mandíbula de rainha pode ser associada ao perfil das castas.

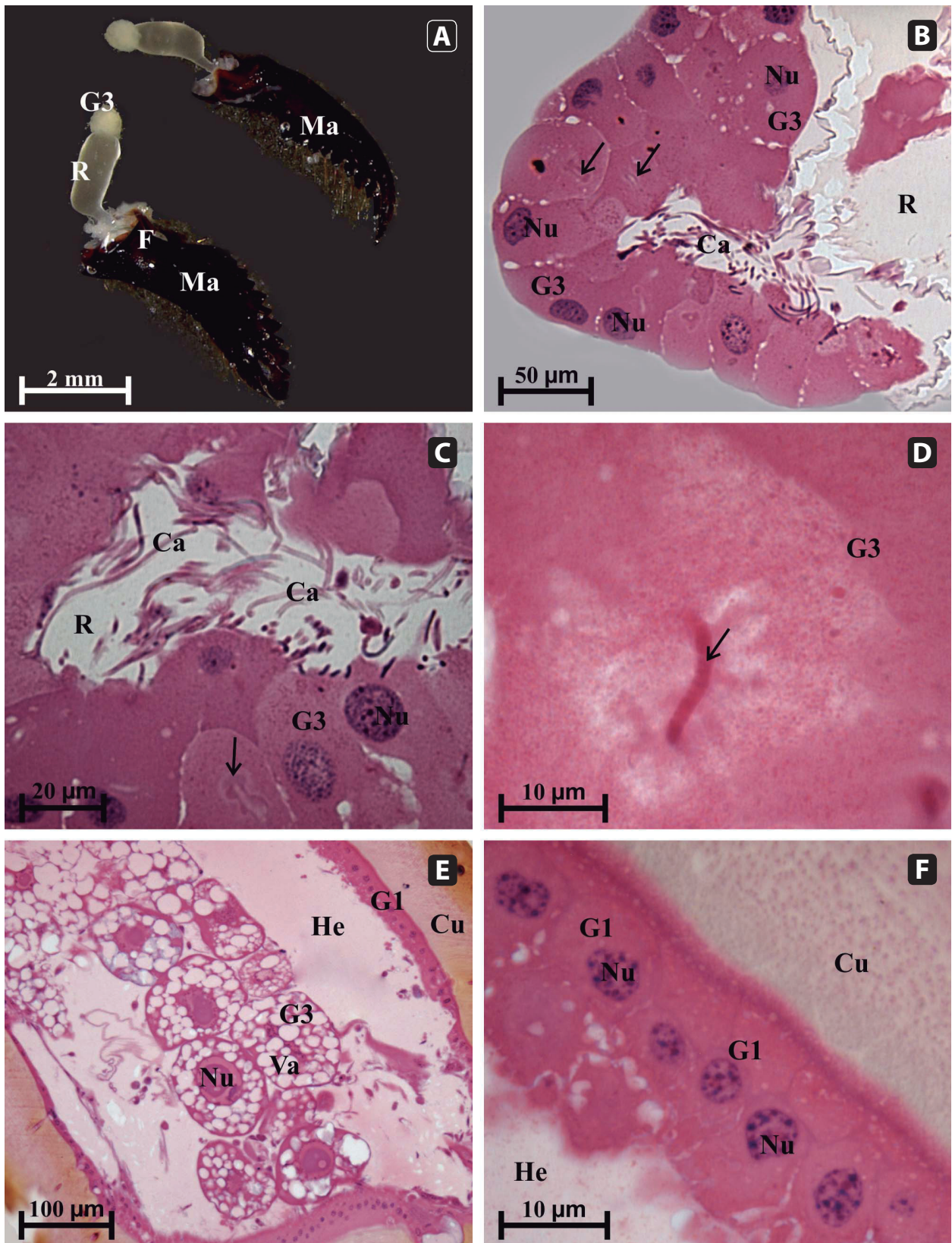
As glândulas intramandibulares em *P. striata* podem ser divididas em duas categorias, dentro da classificação de Noirot; Quennedey (1974; 1991): i) glândulas da classe I: caracterizadas por células epidérmicas que se tornam cúbicas ou colunares (Figuras 17.8E e 17.8F) e ii) glândulas unicelulares da classe III: formadas por células isoladas na cavidade interna da mandíbula, caracterizadas pela presença de canalículos (Figura 17.8E).

Caracteristicamente, em *Pachycondyla,* os poros das glândulas da classe III estão presentes apenas na face superior da mandíbula (MARTINS; SERRÃO, 2011), por onde são liberadas as substâncias para o exterior.

As células secretoras tipo III são muito vacuolizadas (Figura 17.8E). Os núcleos das células secretoras da classe I e III apresentam cromatina descondensada (Figuras 17.8E e 17.8F).

4.1.3 Glândula Pós-faringeana

Até recentemente acreditava-se que as glândulas pós-faringeanas eram uma estrutura encontrada somente em formigas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; SCHOETERS; BILLEN, 1997; CAETANO et al., 2002). No entanto, recentemente, essas glândulas foram descritas em algumas espécies de vespas, tal como na "European beewolf" *Philanthus triangulum* (Hymenoptera, Crabronidae) (STROHM et al., 2007; 2010). Diante das semelhanças morfológicas, os autores sugerem que apesar de possuírem funções diferentes, as

FIGURA 17.8 – Glândulas mandibulares de *Pachycondyla striata*. A) Aspecto anatômico da mandíbula (Ma) mostrando a glândula mandibular com o reservatório (R), região secretora (G3) e a fenda na mandíbula (F). B e C) Cortes histológicos da glâdula mostrando a região secretora com células do tipo III (G3) com canalículos coletores (Ca) que se inserem nas células secretoras (setas) para conduzir a secreção até o reservatório (R). D) Detalhe do canalículo (seta) no interior da célula secretora (G3). E) Corte histológico da mandíbula mostrando células secretoras do tipo I (G1) abaixo da cutícula mandibular (Cu) e células do tipo III (G3) na caviade da mandíbula (hemocelae – He). Note a grande vacuolização (Va) do citoplasma das células tipo III. F) Detalhe das células secretoras tipo I (G1) com núcleos (Nu) bem desenvolvidos.

glândulas pós-faríngeas têm origem homóloga na vespa *P. triangulum* e formigas.

A função crucial da glândula pós-faringeana em formigas está envolvida no reconhecimento de companheiras de ninho, onde serve para gerar o odor da colônia (CAETANO et al., 2002; LUCAS et al., 2004). Em rainhas de *Monomorium pharaonis*, a glândula pós-faringeal é hipertrofiada comparada às demais castas e mostra diferenças estruturais que podem ser ligadas à idade e estado reprodutivo (EELEN et al., 2006).

A glândula pós-faringeana de *P. striata* estende-se anteriormente sobre a faringe e posteriormente na cabeça (Figura 17.7). Aberturas para estas glândulas estão localizadas na junção da faringe e do esôfago.

Em *P. striata*, as glândulas pós-faringeanas têm uma aparência de luva, com lóbulos digitiformes e são bem grandes e de fácil visualização, ocupando uma grande proporção da cápsula cefálica onde cobrem completamente o cérebro, estendendo-se para a glândula pró-faringea (Figura 17.9A). Jesus (2012) observou que as glândulas pós-faringeanas são hipertrofiadas na rainha, na qual ocupam cerca da metade de toda a cabeça, por contraste, são muito menores em machos e operárias.

Em *P. striata*, o lúmen dessas glândulas é preenchido por uma substância oleosa de coloração amarelada (Figura 17.9A). A origem dessa substância oleosa estaria ligada diretamente à ingestão de lipídios provenientes da alimentação (JANET, 1905; MARKIN, 1970; PEREGRINE; MUDD, 1974; PHILLPS; VINSON, 1980; GAMA, 1985).

A morfologia geral da glândula pós-faringeana é correspondente à organização glandular de células secretoras da classe I, tal como descrito por Noirot; Quennedey (1974, 1991). O epitélio da classe I de *P. striata* é disposto de uma camada simples com células altas, com muitas reentrâncias (Figura 17.9B). Porém, em determinadas regiões, podemos observar um epitélio de transição com várias camadas sobrepostas (Figura 17.9C).

É possível observar o núcleo das células que é arredondado, com cromatina descondensada (Figuras 17.9B e 17.9C). Em determinadas regiões, o epitélio encontra-se mais alto e apresenta inúmeras vesículas preenchendo grande parte do citoplasma, provavelmente contendo lipídeos em seu interior (Figura 17.9C).

Apresenta uma cutícula revestindo o lúmen (Figuras 17.9B e 17.9C). Na região apical do epitélio que está intimamente associada à cutícula foi observada a presença de reentrâncias e inúmeras vilosidades, as quais devem auxiliar na absorção do material que se encontra no lúmen das glândulas (Figura 17.9B).

Observando a estrutura como um todo, pode-se notar, na parte central, a musculatura da placa faringeal (Figura 17.9A). Jesus (2012), estudando *Neoponera villosa*, sugere que é possível que a musculatura da placa faringeal ajude na contração e movimento da placa, fazendo com que a dieta que está sendo ingerida seja deslocada para dentro da glândula pós-faringeana, ou então, siga pelo esôfago até o papo.

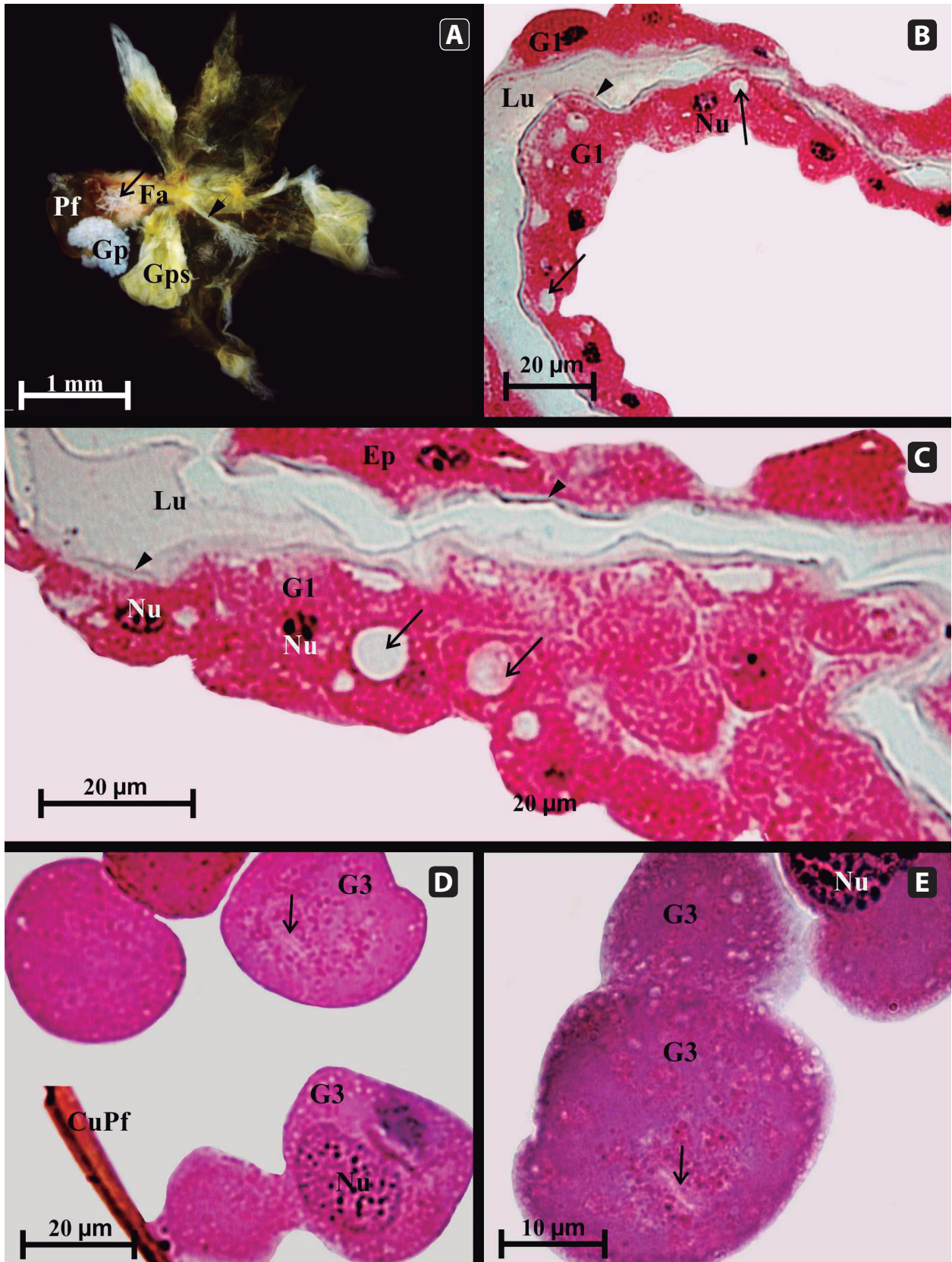
De acordo com Jesus (2012), tanto a glândula pró-faringeana e a pós-faringeana diferem em relação ao tamanho entre castas. Essa diferença morfológica sugere uma ligação entre a estrutura da glândula e seu papel comportamental em rainhas, operárias e machos.

4.1.4 Glândula Pró-faringeana

A glândula pró-faringeana também pode ser encontrada com a terminologia de glândula hipofaríngea. Está localizada na superfície anterior da faringe, encontra-se em ambos os lados da placa faringeal próximo da câmara infrabucal e estão localizadas próximas as glândulas pós-faringeanas (Figura 17.9A).

A função das glândulas pró-faringeanas não está definida nas formigas (GAMA, 1985; EELEN, et al., 2004; NICULITA et al. 2007). No entanto, Niculita et al., (2007) observaram que essas glândulas são mais desenvolvidas em operárias do que em outras castas, sugerindo que pode ter uma função específica de acordo com a casta; e o fato de que elas são comuns em Formicidae sugere também que desempenhem um papel essencial em algum aspecto de sua biologia. Billen; Peusens (1984) sugerem que as glândulas pró-faringeanas podem estar envolvidas na produção de secreções proteicas. Ayre (1967) também sugere que essas glândulas estão envolvidas na produção de enzimas ou estão associadas à trofalaxia. Gama (1978) indica que as glândulas hipofaríngeas de *Camponotus rufipes* são homólogas a de outros himenópteros, contudo, uma das funções da glândula hipofaringea em outros insetos sociais, como *Apis mellifera*, é de produzir o alimento que é oferecido às rainhas e larvas, conhecido popularmente como geleia real (SIMPSON, 1960).

Em *P. striata*, as glândulas pró-faringeana são formadas por ácinos, estruturas esféricas

FIGURA 17.9 – Glândulas associadas à faringe de *Pachycondyla striata*. A) Aspecto anatômico das glândulas pró-faringeana (Gp) e pós-faringeana (GPs) próximas à faringe (Fa). (Pf) placa faringeal, músculos (seta), esôfago (ponta de seta). B e C) Corte histológico da glândula pós-faringeana mostrando o lúmen estreito (Lu) revestido por um epitélio (Ep) de células glandulares do tipo I (G1) com citoplasma contendo grandes vacúolos (setas) e núcleo (Nu) bem desenvolvido. D e E) Corte histológico da glândula pró-faringeana com as células secretoras do tipo III (G3) com canalículo coletor (setas). Notar a cutícula da placa faringeal (CuPf).

localizadas em ambos os lados da placa faringeal, dando-lhes aspecto de um cacho que desemboca aos lados dessa placa, por um cribelo, através de um ducto excretor (Figura 17.9D). Suas células secretoras são percorridas internamente pelos canalículos coletores da secreção (Figuras 17.9D 17.9E) que as unem aos dutos excretores; uma característica de células secretoras da classe III descrita por Noirot e Quennedey (1974, 1991). As células secretoras da classe III são pouco vacuolizadas (Figuras 17.9D e 17.9E), os núcleos apresentam cromatina descondensada (Figura 17.9D).

4.2 Glândulas do tórax

4.2.1. Glândula Salivar

A glândula salivar (labial) do tórax em formigas é pouco estudada. Ela constitui-se de dois tipos de ácinos, tal variação é comum a outros Hymenoptera (CAETANO, 2007), cada ácino compreende uma célula central rodeada por células parietais (LOMMELEN; et al., 2003). Entre os tipos celulares se encontram canalículos que transportam a secreção para os ductos. Podem ou não apresentar reservatório na porção torácica. Entende-se que nas glândulas onde o reservatório é ausente, o fluxo da secreção seja de liberação contínua ou que os dutos funcionem como reservatório (CAETANO, 2007).

A glândula labial de *P. striata* contém muitos ácinos (Figuras 17.10A e 17.10B), cada um compreendendo uma célula central, rodeado por células parietais (Figuras 17.10C e 17.10D). A célula central e as células parietais estão associadas com canalículos que removem a secreção a partir das células para o ducto (Figuras 17.10C e 17.10E). A classificação morfológica da glândula central é correspondente à organização glandular de células secretoras da classe III, tal como descrito por Noirot; Quennedey (1974 , 1991).

A célula central tem um grande núcleo central, com muitos nucléolos de tamanho variável (cromatina descondensada). O citoplasma se apresenta pouco vacuolizado. As células parietais são muito menores do que as células centrais e têm um núcleo com muitos nucléolos pequenos (Figura 17.10C).

Como na maioria das espécies de insetos, *P. striata* têm glândulas salivares emparelhadas (Figura 17.7). Os canais condutores da esquerda e direita não se fundem em um ducto comum e por sua vez se abrem no lábio. No tórax, os ductos são emparelhados e alargam-se para formar os reservatórios da glândula salivar (Figura 17.10A). Posteriormente aos reservatórios, os canais condutores se ramificam em diversos ductos (Figura 17.10B). Eles consistem de um canal cuticular rodeado por células epiteliais, com uma aparência de cutícula taenidial (Figura 17.10F). Cada ducto termina num ácino e cada ramo da ramificação do canalículo termina em uma célula parietal (Figura 17.10C). A secreção vai passar pelo canalículo e vai deixar o ácino via ductos.

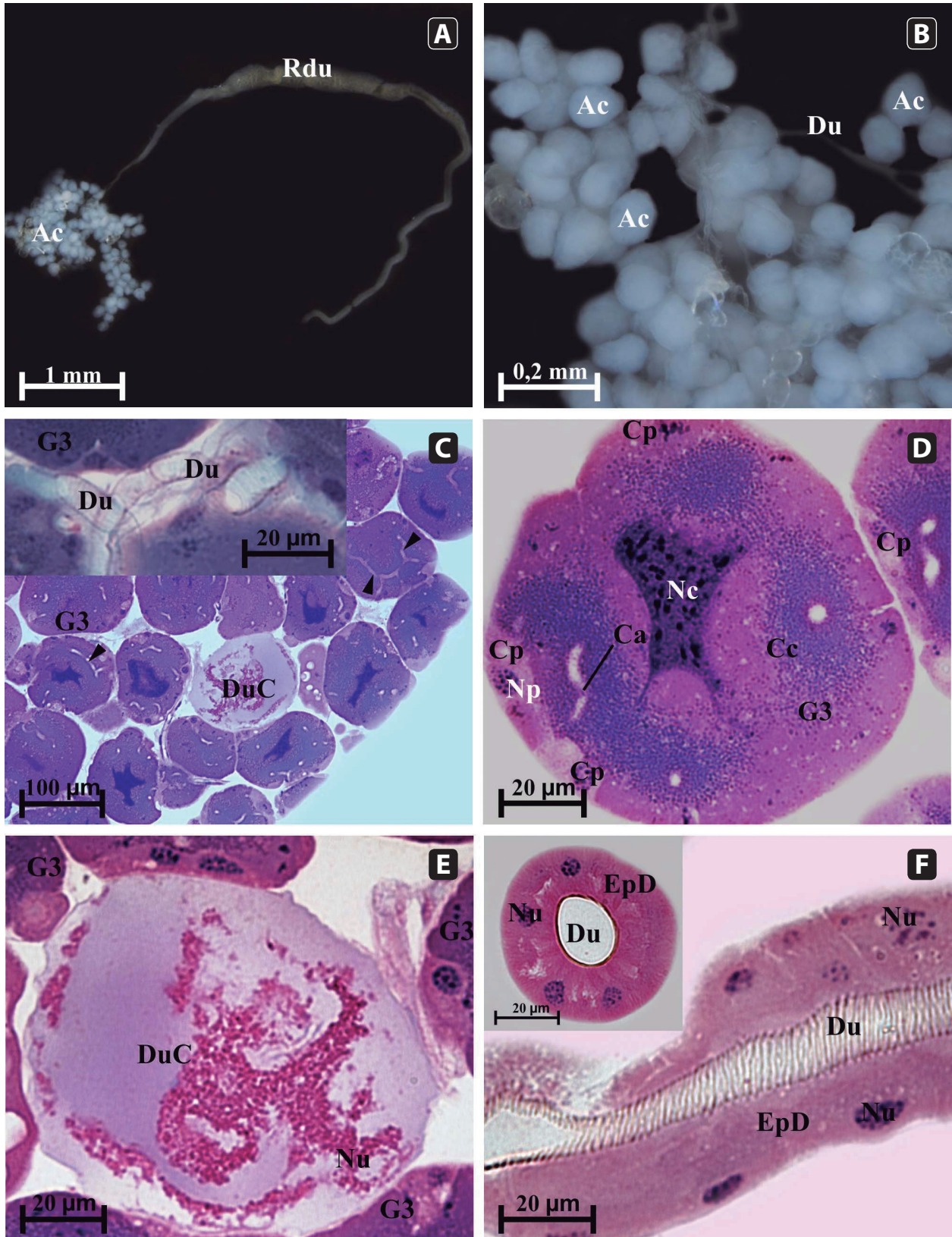
4.2.2 Glândula Metapleural

Uma das características de Formicidae é a presença da glândula metapleural, sendo esta uma de suas sinapomorfias (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Glândulas homólogas à metapleural não são conhecidas em outras linhagens de insetos e a sua presença única em formigas sugere um papel decisivo desta glândula em sua origem e sucesso ecológico (WILSON, 1987; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; WARD, 2007).

O orifício dessa glândula está situado no metatórax, sobre a metacoxa e debaixo do nível do espiráculo propodeal (Figura 17.7). O orifício da glândula encontra-se em uma superfície protuberante, algumas vezes muito conspícua, denominada bula. Em *Crematogaster inflata* a abertura não se encontra associada a quaisquer elementos musculares e está rodeada por cutícula espessa lisa, o que resulta em um permanente contato aberto com o exterior (BILLEN, 2011).

A glândula metapleural produz substâncias relacionadas com a assepsia da colônia (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). No entanto, em muitas espécies de formigas, as secreções da glândula metapleural podem muito bem ter mais de uma função (YEK; MUELLER, 2011). Algumas hipóteses sobre a função da glândula metapleural têm sido consideradas com suporte empírico, são elas: reconhecimento de companheira de ninho ou colônia, marcação territorial e da entrada do ninho e defesa química. Há também outras hipóteses adicionais que permanecem inadequadamente testadas, como produção de feromônio de acasalamento, feromônio de trilha e produção de antibióticos (YEK; MUELLER, 2011).

A glândula metapleural em *P. striata* possui duas porções: a porção secretora (glândula) e a porção armazenadora (reservatório) (Figuras 17.11A e 17.11B), ambas conectadas por canalículos que saem de cada célula secretora, atravessam

FIGURA 17.10 – Glândula salivar de *Pachycondyla striata*. A) Aspecto anatômico da glândula com ácinos (Ac) e ducto do reservatório (Rdu). B) Detalhe dos ácinos (Ac) com seus respectivos ductos (Du). C) Corte histológico mostrando as células acinares do tipo III (G3) com os canalículos (pontas de seta) que se abrem nos ductos (Du no detalhe). Note a presença do ducto central (DuC). D) Detalhe de um ácino mostrando a célula central (Cc) correspondente a célula glandular do tipo III (G3) com núcleo (Nu) bem desenvolvido e canalículo (Ca). Na periferia ocorrem as células parietais (Cp) com núcleos (Np) pequenos. E) Ducto central (DuC) em contato com diversos ácinos (G3). F) Corte longitudinal do ducto mostrando o epitélio (EpD) e o lúmen (Du) revestido por cutícula. No detalhe o ducto (Du) em corte transversal mostrando o seu calibre.

a placa crivada e desembocam no reservatório (Figura 17.11B). O agregado de células esta localizado na parede da câmara coletora (região que separa a parte secretora da armazenadora). A câmara coletora e o reservatório estão revestidos internamente por um epitélio simples pavimentoso e recoberto por íntima cuticular que se apresenta pregueada na região câmara coletora e lisa no restante do reservatório.

As células secretoras são arredondadas e pouco vacuolizadas e de cada célula secretora parte um canalículo, que se divide em porção intra e a extracitoplasmática, característica de células secretoras da classe III descritas por Noirot; Quennedey (1974; 1991). Os núcleos são arredondados e apresentam cromatina descondensada (Figuras 17.11C e 17.11D).

4.3 Glândulas associadas ao ferrão

Nas formigas poneromorfas, assim como nos demais himenópteros, o aparato de veneno é originado a partir de modificações do ovipositor de fêmeas dos não aculeadas. Localizado na região terminal do abdome, o aparato de ferrão é similar entre todos os himenópteros aculeados (abelhas, vespas e formigas) e apresenta-se como uma arma efetiva utilizada na defesa individual e/ou da colônia e na

FIGURA 17.11 – Glândula metapleural de *Pachycondyla striata.* A) Aspecto anatômico da glândula metapleural mostrando as células da classe III (G3) e o reservatório (R). B) Corte histológico mostrando a célula glandular da classe III (G3) atravessando a placa crivada (Pc) e desembocando no Reservatório (R). Note os núcleos (Nu) e os canalículos (pontas de seta). C) Detalhe dos canalículos (pontas de seta) saindo a célula glandular (G3). D) Células glandulares com núcleo (Nu) bem desenvolvido e citoplasma vacuolizado com a inserção (seta) do canalículo (ponta de seta).

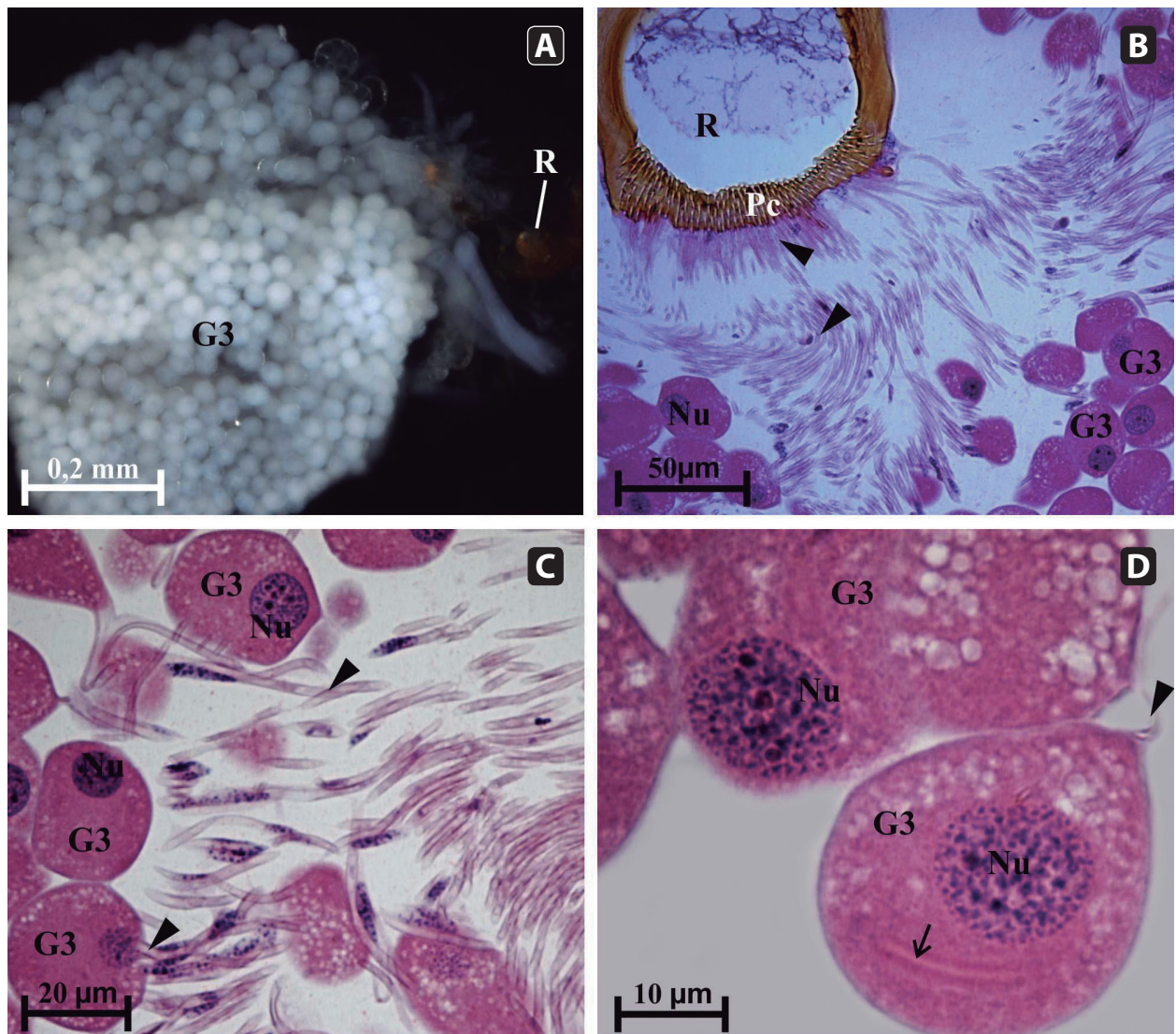
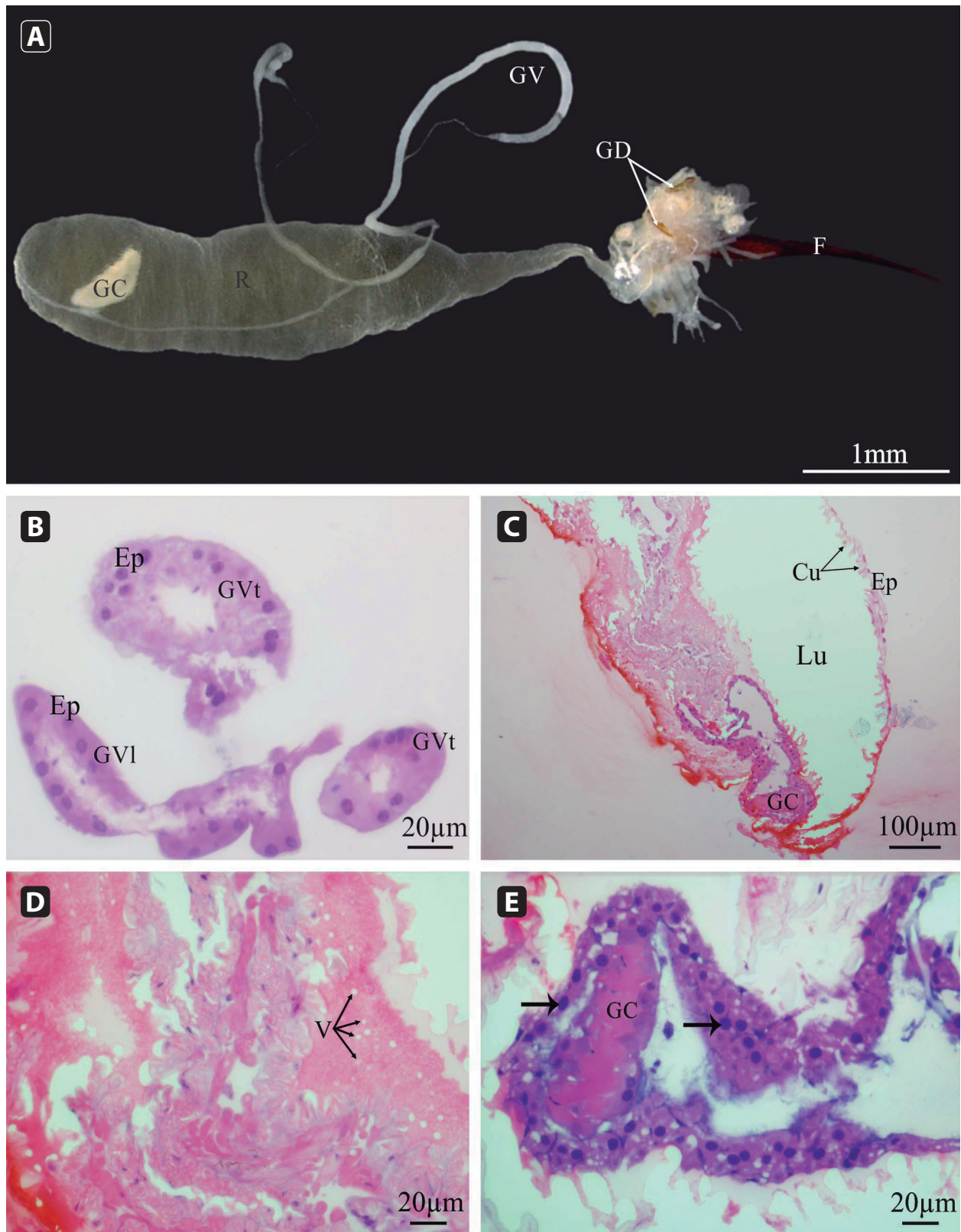



FIGURA 17.12 – Aparelho do ferrão de *Pachycondyla striata.* A) Aspecto anatômico do aparato de ferrão mostrando o ferrão (F), Glândula de Dufour (GD), Glândula de veneno (GV), Glândula convoluta (GC) e o reservatório de veneno (R). B) Corte histológico da glândula de veneno em eixo transversal (GVt) e longitudinal (GVl) mostrando o epitélio secretor. C) Reservatório de veneno com a glândula convoluta (GC). Note o epitélio (Ep) achatado da parede do reservatório com cutícula (Cu) delimitando o lúmen (L). D e E) Detalhe da glândula convoluta (GC) mostrando citoplasma com vacúolos (V), núcleos (setas) e secreção basófila em rosa.

captura de presas. Nas formigas, o aparato de ferrão é composto pelo ferrão, pelo reservatório de veneno e por duas glândulas exócrinas associadas a ele: a glândula de veneno e a glândula de Dufour.

As glândulas em questão desenvolvem um papel importante no comportamento das espécies de formigas. A glândula de veneno produz toxinas que, em sua maior parte, nas poneromorfas, é de caráter proteico (PALMA, 2006). Essas toxinas são injetadas em outros indivíduos como defesa e/ou captura de presas. A glândula de Dufour produz principalmente compostos de caráter lipídico, onde os hidrocarbonetos de cadeia longa estão entre os principais compostos. Muitos dos compostos produzidos pela glândula de Dufour estão envolvidos no mecanismo de comunicação química das espécies (ABDALLA; CRUZ-LANDIM, 2001; BLATRIX et al., 2002).

Ambas as glândulas estão presentes em todas as fêmeas das espécies do grupo das poneromorfas. A glândula de veneno exibe morfologia uniforme em todas as espécies descritas até o momento, apresentando pouca variação entre as espécies. Ao contrário, a glândula de Dufour apresenta morfologia bastante variada entre as espécies (BILLEN, 1987).

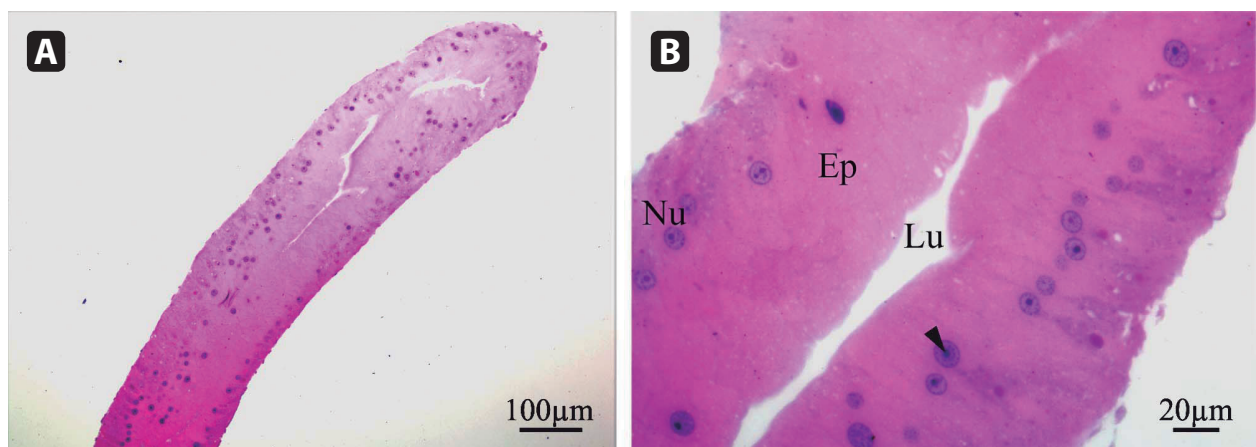
De maneira geral, a glândula de veneno é uma glândula de origem ectodérmica classificada como sendo do tipo III (NOIROT; QUENNEDEY, 1974). Morfologicamente consiste de um túbulo secretor fino, de comprimento variável e convoluto, geralmente com a extremidade bifurcada, ligando-se na sua porção proximal a um reservatório em forma de saco. O reservatório liga-se ao ferrão através de um ducto excretor (Figura 17.12A).

Em *P. striata*, a glândula de veneno é composta por três regiões distintas: porção secretória externa, composta por um filamento secretório que se bifurca em sua região apical; uma porção secretora interna, representada pela glândula convoluta; e uma porção de estocagem, representada por um reservatório em forma de saco (ORTIZ; CAMARGO-MATHIAS, 2006).

Nesta espécie, a glândula de veneno apresenta uma camada única de células, variando de colunares a cúbicas, com núcleos evidentes e citoplasma levemente basófilo (Figura 17.12B). O reservatório da glândula apresenta-se como um saco dilatado com parede fina de células achatadas e lúmen revestido por cutícula e com a presença de músculos associados à parede (Figura 17.12C). A glândula convoluta, localizada no interior do reservatório de veneno, próximo à inserção da glândula de veneno, é formada por uma camada única de células cúbicas com núcleo esférico bem evidente, com o citoplasma de caráter acidófilo apresentando inúmeros vacúolos (Figuras 17.12C e 17.12D).

O aspecto ultraestrutural da glândula de veneno dessa espécie foi descrito por Ortiz; Camargo-Mathias (2006), onde as células do epitélio do reservatório apresentam poucas organelas; tanto os filamentos secretórios externo como os internos apresentam citoplasma com amplo número de ribossomos, polissomos e retículo endoplasmático rugoso, organelas típicas de células secretórias e com produção de compostos com caráter proteico.

Estudos ultraestruturais da glândula de Dufour foram realizados por Billen (1986) nas espécies *Gnamptogenys strigata*, *Megaponera foetens*,

FIGURA 17.13 – A) Corte histológico da glândula de Dufour de *Pachycondyla striata.* B) Detalhe do epitélio (Ep) da glândula de Dufour formado por células colunares com núcleos (Nu) contendo nucléolo evidente (ponta de seta). Note o lúmen estreito (Lu).

Neoponera apicalis, *Odontomachus assiniensis* e em *Bothroponera soror*. Essas espécies apresentam epitélio formado por uma camada única de células de formato uniforme, mas que apresenta variação na espessura entre indivíduos de uma mesma espécie. O citoplasma é predominantemente composto por retículo endoplasmático liso, característico de células que secretam substâncias de natureza lipídica. A membrana celular é revestida por cutícula, o epitélio é circundado por uma fina camada muscular, traqueíolos e algumas poucas fibras nervosas.

Em *P. striata,* a glândula de Dufour se apresenta como um tubo simples composto por um epitélio glandular formado por uma camada única simples de células secretoras colunares, semelhante ao longo de todo o túbulo. As células apresentam núcleos esféricos e nucléolo evidente (Figura 17.13).

Referências

ABDALLA, F. C.; CRUZ-LANDIM, C. Dufour Glands in the Hymenopterans (Apidae, Formicidae, Vespidae): A review. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 61, p. 95-106, 2001.

AKINO, T.; TURUSHIMA, T.; YAMAOKA, R. 1995. 3-Formyl-7,11-dimethyl-(2E,6Z,10)- dodecatrienal: antifungal compound in the mandibular gland of the ant *Lasius fuliginosus* Latreille. **Nippon Nogeikagaku Kaishi,** v. 69, p. 1581-1586, 1985.

AYRE, G. L. The relationships between food and digestive enzymes in five species of ants (Hymenoptera: Formicidae). **The Canadian Entomologist,** v. 99, p. 408-411, 1967.

BILLEN, J. Comparative morphology and ultrastructure of the Dufour gland in ants (Hymenoptera: Formicidae). **Entomologia Generalis** v.11, p. 165-181, 1986

BILLEN, J. New structural aspects of the Dufour's and venom glands in social insects. **Naturwissenschaften,** v. 74, p. 340-341, 1987.

BILLEN, J. Signal variety and communication in social Insects. **Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting,** v. 17, p. 9-25, 2006.

BILLEN, J. Diversity and morphology of exocrine glands in ants. In: XIX Simpósio de Mirmecologia, 2009, Ouro Preto, **Resumos.**

BILLEN, J.. A importância de glândulas exócrinas na sociedade de insetos. In: VILELA E.; DOS SANTOS I.; SCHOEREDER J.H., SERRÃO J.E.; CAMPOS L.A.O.; LINO-NETO J. (Org..), **Insetos Sociais. Da Biologia à Aplicação**, Editora UFV, Viçosa, MG, 2008, p. 87-92.

BILLEN, J.; PEUSENS, G. Ultrastructure de la glande propharyngienne chez les fourmis formicines (Hymenoptera, Formicidae). **Actes des Colloques Insectes Sociaux,** v. 1, p. 121–129, 1984.

BILLEN, J; MORGAN, E. D. Pheromone communication in social insects – sources and secretions. In VANDER MEER, R.K; BREED, M.D; ESPELIE, K.E; WINSTON, M.L. (Org.), **Pheromone communication in Social Insects: Ants, Wasps, Bees, and Termites.** Westview, Boulder, 1998. p. 3–33.

BILLEN, J.; HASHIM, R.; ITO, F. Functional morphology of the metapleural gland in workers of the ant *Crematogaster inflata* (Hymenoptera, Formicidae). **Invertebrate Biology, v.** 130, p. 277–281, 2011.

BLATRIX, R.; SCHULZ, C.; JAISSON, P.; FRANCKE, W.; HEFETZ, A. Trail pheromone of ponerinae ant Gnamptogenys striatula: : 4-methylgeranyl esters from dufour's gland. **Journal Chemical Ecology**, v. 28, p. 2557-2567, 2002.

BOLTON, B. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of the Natural History**, v. 29, p. 1037-1056, 1995.

BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute,** v. 71, p. 1-370, 2003.

BOLTON, B.; ALPERT, G.; WARD, P. S.; NASKRECKI, P. **Bolton's Catalogue of Ants of the World: 1758–2005**. Harvard University Press, 2007.

BROWN, W. L.; EISNER, T.; WHITTAKER, R. H. Allomones and kairomones: transpecific chemical messengers. **Bioscience**, v. 20, p. 21-22, 1970.

BUNING, J. **The insect ovary: Ultrastructure, previtellogenic growth and evolution**. Chapman; Hall. 1994.

BUTION, M. L.; CAETANO, F. H.; BRITTO, F. B.; TOMAINO GOMES, G.A.; ZARA, F.J.. Histology and histochemistry of the ventriculus of *Dolichoderus* (*=Monacis*) *bispinosus* (Olivier, 1792) (Hymenoptera: Formicidae). **Micron**, v. 37, p. 249-254, 2006.

CAETANO, F. H. Morfologia comparada do trato digestivo de formigas da subfamília Myrmicinae (Hymenoptera: Formicidae**). Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 35, p. 257-305, 1984.

CAETANO, F. H. Anatomia, histologia e histoquímica do sistema digestivo e excretor de operárias de formigas (Hymenoptera, Formicidae). **Naturalia**, v. 13, p. 129-174, 1988.

CAETANO, F. H. O Estado da arte da morfologia interna de formigas. **O Biológico**, v. 69, p. 189-193, 2007.

CAETANO, F. H.; JAFFÉ, K.; ZARA, F. J. **Formigas: Biologia e Anatomia**. F.H.C., Rio Claro, 2002, p. 1-42.

CAETANO, F. H.; LAGE FILHO, A. L. Anatomia e histologia do trato digestivo de formigas do gênero *Odontomachus* (Hymenoptera, Ponerinae). **Naturalia**, v. 7, p. 125-134, 1982.

CAETANO, F. H.; MACHADO, V. L. L. Morfologia e histologia do trato digestivo de *Protopolybia exigua exigua* (Hym., Vespidae) e suas estruturas excretoras anexas. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 34, p. 283–296, 1982.

CAETANO, F. H.; ZARA, F. J. Ultramorphology and histology of the foregut and midgut of *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Fabricius) larvae (Formicidae: Ponerinae). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 10, p. 251-260, 2001.

CAETANO, F. H.; TORRES JR, A. H.; CAMARGO-MATHIAS, M. I.; TOMOTAKE, M. E. M. Apocrine secretion in the ant, *Pachycondyla striata*, ventriculus (Formicidae: Ponerinae). **Cytobios**, v. 80, p. 235-242, 1994.

CARDOSO, D. C.; FORTES, J. C.; CRISTIANO, M. P.; ZANUNCIO, J. C.; SERRÃO, J. E. Spermathecae and associated glands of the ants *Solenopsis saevissima and Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Hymenoptera: Myrmicinae), **Sociobiology**, v. 52, p. 377-385, 2008.

CHAPMAN, R. F. **The Insects: Structure and Function**. Cambridge University Press. 2013.

CRUZ, L. C.; ARAÚJO, V. A.; FIALHO, M. C. Q.; SERRÃO, J. E.; NEVES, C. A. Proliferation and cell death in the midgut of the stingless bee Melipona *quadrifasciata anthidioides* (Apidae, Meliponini) during metamorphosis. **Apidologie**, v. 44, p. 458-466, 2013.

CRUZ-LANDIM, C. **Abelhas: Morfologia e Função de Sistemas**. Editora UNESP, São Paulo, 2009, p. 1-406.

CRUZ-LANDIM, C.; RODRIGUES, L. Comparative anatomy and histology of the alimentary canal of adult Apinae. **Journal of Apicultural Research**, v. 6, p. 17-28, 1967.

CRUZ-LANDIM, C.; SILVA-DE-MORAES, R. L. M. **Morte cellular programada em abelhas como uma forma de redirecionar a morfologia e a fisiologia adaptativa**. Editora e Tipografia Costa, Rio Claro, 2000, 1-78.

CRUZ-LANDIM, C.; ABDALLA, F. C. **Glândulas Exócrinas das Abelhas**. FUNPEC, Ribeirão Preto:, 2002, p. 1-181.

CRUZ-LANDIM, C.; SILVA-DE-MORAES, R.L.M.; SERRÃO, J.E. Ultrastructural aspects of epithelial renewal in the midgut of adult worker bees (Hymenoptera, Apidae). **Journal of Comparative Biology**, Ribeirão Preto, v. 1, p. 209-240, 1996.

DEJEAN, A.; EVRAERTS, C. Predatory behavior in the genus *Leptogenys*: A comparative study. **Journal of Insect Behavior**, v. 10, p. 177-191, 1997.

DOW, J. A. Insect midgut function. **Advances in Insect Physiology**, v. 19, p. 187-328, 1987.

EELEN, D.; BØRGESEN, L. W.; BILLEN, J. Morphology of a novel glandular epithelium lining the infrabuccal cavity in the ant *Monomorium pharaonis* (Hymenoptera, Formicidae) **Arthropod Structure; Development,** v. 33, p. 471–475, 2004.

EELEN, D.; BØRGESEN, L. W.; BILLEN, J. Functional morphology of the postpharyngeal gland of queens and workers of the ant *Monomorium pharaonis* (L.). **Acta Zoologica,** Stockholm, v. 87, p. 101-111, 2006.

EISNER, T. A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Bulletin Museum of Comparative Zoology**, v. 116, p. 437-490, 1957.

FERNÁNDEZ, F.; SENDOYA, S. List of Neotropical ants**. Biota Colombiana**, v. 5, v. 3-88, 2004.

FOWLER, H. G.; FORTI, L. C.; BRANDÃO, C. R. F.; DELABIE, J. H. C.; VASCONCELOS H. L. Ecologia nutricional de formigas. In: PANIZZI, A.R.; PARRA, J.R.P. (Org.). **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas.** Manole, São Paulo, 1991, p. 131-223.

GAMA, V. Desenvolvimento pós-embrionário das glândulas componentes do sistema salivar de *Camponotus* (Myrmothrix) *rufipes* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera: Formicidae). **Arquivos de Zoologia**, São Paulo, v. 29,p. 133-183, 1978.

GAMA, V.; CRUZ-LANDIM, C. Morfologia do tubo digestivo de *Camponotus* (*Myrmothrix*) *rufipes* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Formicidae) durante a metamorphose. **Naturalia**, v. 9, p. 43-55, 1984.

GAMA, V. O sistema salivar de *Camponotus rufipes* (Fabricius, 1775), (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 45, p. 317-359, 1985.

GARAYOA, M.; VILLARO, A. C.; LEZAUN, M. J.; SESMA, P. Light and electron microscopic study of the hindgut of the ant (*Formica nigricans*, Hymenoptera): II. Structure of the rectum. **Journal of Morphology**, v. 242, p. 205-228, (1999).

GONÇALVES, W. G.; FERNANDES, K. M.; GONÇALVES, M. P.; NEVES, C. A.; MARTINS, G. F.; ZANUNCIO, J. C.; SERRÃO, J. E. The midgut of the parasitoid *Campoletis flavicincta* (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Florida Entomologist**, v. 96, p. 1016-1022, 2013.

GONÇALVES, W. G.; FERNANDES, K. M.; BARCELLOS, M. S.; SILVA, F. P.; MAGALHÃES-JUNIOR, M. J.; ZANUNCIO, J. C.; SERRÃO, J. E. Ultrastructure and Immunofluorescence of the midgut of *Bombus morio* (Hymenoptera: Apidae: Bombini). **Comptes Rendus Biologies**, v. 337, p. 365-372, 2014a.

GONÇALVES, W. G.; FIALHO, M. C. Q.; AZEVEDO, D. O.; ZANUNCIO, J. C.; SERRÃO, J. E. Ultrastructure of the excretory organs of *Bombus morio* (Hymenoptera: Bombini): Bee without rectal pads. **Microscopy and Microanalysis**, v. 20, v. 285-295, 2014b.

GRASSO, D. A.; ROMANI, R.; CASTRACANI, C.; VISICCHIO, R.; MORI, A.; ISIDORO, N.; LE MOLI, F. Mandible associated glands in queens of the slave-making ant *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae). **Insectes Sociaux,** v. 51, p. 74–80, 2004.

NICULITA, H.; BILLEN, J.; KELLER, L. Comparative morphology of cephalic exocrine glands among castes of the black ant *Lasius niger*. **Arthropod Structure; Development,** v. 36, p. 135-141, 2007.

HÖLLDOBLER, B; WILSON, E. O. **The Ants**. Harvard University Press, 1990, 732p.

JAFFÉ, K. **El mundo de las hormigas**. , Universidad Simón Bolívar, Equinoccio Ediciones, 1993, 183p.

JANET, C. **Anatomie de la tête du *Lasius niger*.** Paris: Limoges Impremeire-libraire Ducourtieux et Gout, 1905, 40 p.

JARIAL M. S. Fine structure of the rectal pads in the desert locust *Schistocerca gregaria* with reference to the mechanism of water uptake. **Tissue Cell,** v. 24, p. 139–155, 1992.

JEANTET, A. Y. Recherches histophysiologiques sur le développement post-embryonnaire et le cycle annuel de Formica (Hyménoptère). **Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie**, v. 116, p. 405-424, 1971.

JESUS, C. M. **Análise comparativa das glândulas pós-faríngeas e sua participação na utilização de lipídeos pelas formigas (Hymenoptera: Formicidae).** Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Rio Claro, 2012, 136 p.

JIMÉNEZ, E.; FERNÁNDEZ F.; ARIAS T.M.; LOZANO-ZAMBRANO, F.H. **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, 2008, 622 p.

KING, R. C.; AKAI, H. **Insect ultrastructure**. Plenum Press. 1982.

KLOWDEN, M. **Physiological Systems in Insects**, 2nd ed. San Diego, CA: Academic Press, 2007, 688 p.

LATTKE, J. E. Subfamilia Ponerinae. In: FERNANDÉZ, F. (Org**). Introduccíon a las Hormigas de la Región Neotropical.** Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, 2003, p. 261-281.

LEHANE, M. J.; BILLINGSLEY, P.F. **Biology of the insect midgut**. Chapman and Hall, London, 1996, 486 p.

LISBOA, L. C. O.; SERRÃO, J. E.; CRUZ - LANDIM , C; CAMPOS , L. A. O. Effect of larval food amount on ovariole development in queens of *Trigona spinipes* (Hymenoptera, Apinae). **Anatomia Histologia & Embryologia**, v. 34, p. 179-184, 2005.

LOMMELEN E.; SCHOETERS, E.; BILLEN, J. Development of the labial gland of the ponerine ant *Pachycondyla obscuricornis* (Hymenoptera, Formicidae) during the pupal stage. **Arthropod Structure; Development**, v. 32, p. 209-217, 2003.

LUCAS, C.; PHO, D. B.; FRESNEAU, D.; JALLON J. M. Hydrocarbon circulation and colonial signature in *Pachycondyla villosa*. **Journal of Insect Physiology**. v. 50, p. 595-607, 2004.

MARKIN, G. P. Food distribution within laboratory colonies of the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. **Insectes Sociaux**, v. 17, p. 127-158, 1970.

MARTINS, L. C. B.; SERRÃO, J. E. Morphology and histochemistry of the intramandibular glands in Attini and Ponerini (Hymenoptera, Formicidae) species. **Microscopy Research and Technique**, v. 74, p. 763-771, 2011.

MARTINS L. C. B.; DELABIE, J. H. C.; SERRÃO, J. E. Post-embryonic development of intramandibular glands in *Pachycondyla verenae* (Forel) (Hymenoptera: Formicidae) workers. **Sociobiology,** v. 60, p. 154–161, 2013.

NOIROT, C.; QUENNEDEY, A. Fine structure of insect epidermal glands. **Annual Review of Entomology**, v. 19, p. 61-80, 1974.

NOIROT, C.; QUENNEDEY, A. Glands, gland cells, glandular units: Some comments on terminology and classification. **Annales de la Société Entomologique de France**, v. 27, p. 123–128, 1991.

ORTIZ, G.; CARMAGO-MATHIAS, M. I. Venom gland of *Pachycondyla striata* workes ants (Hymenoptera: Ponerinae) ultrastructural characterization. **Micron**, v., 37, p. 243-248, 2006.

PALMA, M. S. Insect venom peptides. In KASTIN, A. (Org.), **The Handbook of Biologically Active Peptides**. Academic Press: San Diego, 2006, p. 409-417.

PAVLOVSKY, E. N.; ZARIN, E. J. On the structure of the alimentary canal and its ferments in the bee (*Apis mellifera* L.). **Quarterly Journal of Microscopical Science**, v. 56, p. 509-556, 1922.

PEREGRINE, D. J.; MUDD, A. The effects of diet on the composition of the postpharyngeal glands of *Acromyrmex octospinosus* (Reich). **Insectes Sociaux**, v. 21, p. 417-424, 1974.

PHILLIPS, S. A; VINSON, S. B. Source of post-pharyngeal gland contents in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. **Annals of the Entomological Society of America,** v. 73, p. 257-261, 1980.

RONNAU, M.; AZEVEDO, D. O.; FIALHO, M. C. Q.; GONÇALVES, W. G.; ZANUNCIO, J. C.; SERRÃO, J. E. Changes in follicular cells architecture during vitellogenin transport in the ovary of social Hymenoptera. **Protoplasma**, doi: 10.1007/s00709-015-0843-0, 2015.

ROUX, O.; BILLEN, J.; ORIVEL, J; DEJEAN, A. An overlooked mandibular-rubbing behavior used during recruitment by the African weaver ant, *Oecophylla longinoda*. **PLoS One**, v. 5, p. e8957, 2010.doi: 10.1371/journal. pone.0008957, 2010.

SANTOS, C. G.; SERRÃO, J. E. Histology of the ileum in bees (Hymenoptera, Apoidea). **Brazilian Journal of Morphological Sciences**, v. 23, p. 405–413, 2006.

SCHOETERS, E.; BILLEN, J. The post-pharyngeal gland in *Dinoponera* ants (Hymenoptera: Formicidae): unusual morphology and changes during the secretory process. **International Journal of Insect Morphology and Embryology,** *v.* 26, p. 443-447, 1997.

SERRÃO, J. E. A comparative study of the proventricular structure in corbiculate Apinae Hymenoptera, Apidae). **Micron**, v. 32, p. 379-385, 2000.

SIMPSON, J. The functions of the salivary glands of *Apis mellifera*. **Journal of Insect Physiology**, v. 4, p. 107-108, 1960.

SOLIS, D.R.; ROSSI, M.L.; FOX, E.G.P.; LIMA NOGUEIRA, N.; TANAKA, F.A.O.; BUENO, O.C. On the morphology of the digestive system of two *Monomorium* ant species. **Journal of Insect Science**, v. 13, 2013.

STROHM, E.; HERZNER, G.; GOETTLER, W. A 'social' gland in a solitary wasp? The postpharyngeal gland of female European beewolves (Hymenoptera, Crabronidae). **Arthropod Structure; Development,** v. 36, p.113-122, 2007.

STROHM, E.; KALTENPOH, M.; HERZNER, G. Is the postpharyngeal gland of a solitary digger wasp homologous to ants? Evidence from chemistry and physiology. **Insectes Sociaux**, v. 57, p. 287-291, 2010.

TOLEDO, L.F.A. Histo-anatomia de glândulas de *Atta sexdens rubropilosa* Forel (Hymenoptera). **Arquivos do Instituto Biológico**, v. 34, p. 321-329, 1967.

VILLARO, A. C.; GARAYOA, M.; LEZAUN, M.J.; SESMA, P. Light and electron microscopic study of the hindgut of the ant *Formica nigricans* (Hymenoptera): I. Structure of the ileum. **Journal of Morphology**, v. 242, p. 189-204, 1999.

WALKER, J. R.; CLOWER, D.F. Morphology and histology of the alimentary canal of the imported fire ant queen (*Solenopsis saevissima richteri*). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 54, p. 92-99, 1961.

WARD, P. S. Phylogeny, classification, and species-level taxonomy of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Zootaxa,** v. 1668, p. 549–563, 2007.

WIGGLESWORTH, V.B. On the function of the so-called 'rectal glands' of insects. **Quarterly Journal of Microscopical Science**, v. 75, p. 131-150, 1932.

WILSON, E. O. Causes of ecological success: The case of the ants. **Journal of Animal Ecology,** v. 56, p. 1–9, 1987.

YEK, S. H.; MUELLER, U.G. The metapleural gland of ants. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 86, p. 774-791, 2011.

18

Complexidade e atividade biológica das peçonhas de formigas, em particular de poneromorfas

Renato Fontana, Carlos Primino Pirovani, Helena Costa, Aline Silva, Ludimilla Carvalho e Cerqueira Silva, Wallace Felipe Blohem Pessoa, Juliana Rocha da Silva, Jacques H. C. Delabie

Resumo

Comparados aos de outros animais peçonhentos, os venenos de formigas são ainda pouco explorados. No Brasil, os acidentes provocados por ferroadas desses insetos, em geral, não são documentados. A partir de pesquisas por artigos na plataforma PubMed, observamos que ainda pouco se sabe sobre as peçonhas de formigas, uma vez que foram encontrados somente cerca de 400 artigos publicados sobre este tema, enquanto há muito mais informação disponível sobre outros tipos de peçonhas, como as de serpentes. As peçonhas de formigas podem ser consideradas como uma fonte ímpar de compostos novos, caracterizados principalmente por proteínas, peptídeos, alcaloides e aminas. Identificar os componentes dessas peçonhas pode ajudar a entender seu mecanismo de ação e a importância de seus constituintes para a sobrevivência das formigas, os mecanismos de sua toxicidade no ser humano e outros organismos, além de auxiliar no desenvolvimento de compostos de interesse estratégico para as indústrias farmacêutica e química em geral, visando o bem-estar da população. Para alcançar isto, os pesquisadores estão utilizando tecnologias de diferentes áreas do conhecimento científico, principalmente com a finalidade de descobrir e desenvolver novos fármacos. As técnicas utilizadas em análise proteômica estão auxiliando a desvendar a composição proteica e a atividade biológica dos constituintes dos venenos. Do ponto de vista da toxinologia molecular e da venômica, o interesse científico para peçonhas animais tem crescido acentuadamente devido à variedade de compostos bioativos já descobertos, aos riscos para a segurança, e aos usos terapêuticos potenciais de compostos isolados. Os resultados apontam para uma grande diversidade estrutural dos peptídeos, com uma estimativa de que mais de uma centena de peptídeos diferentes já seja conhecida na composição das peçonhas. Encontramos, também, grande quantidade de enzimas, tais como lípases, hialuronidases, fosfatases, fosfolipases e esterases. Peçonhas de formigas que possuem grande quantidade de alcaloides na sua composição foram bem estudadas até o momento, principalmente em espécies dos gêneros *Monomorium* e *Solenopsis*. No entanto, peçonhas de formigas das mais diversas subfamílias se mostraram ricas em compostos proteicos e peptídicos. Nas poneromorfas isso também é verdade e grande quantidade de peptídeos foi descrita especialmente nas peçonhas de Ectatomminae e de Ponerinae.

FONTANA, Renato; PIROVANI, Carlos Primino; COSTA, Helena; SILVA, Aline; SILVA, Ludimilla Carvalho e Cerqueira; PESSOA, Wallace Felipe Blohem; SILVA, Juliana Rocha da; DELABIE, Jacques H. C. Complexidade e atividade biológica das peçonhas de formigas, em particular de poneromorfas. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 271-284.

Abstract

Complexity and biological activity of venoms of ants, particularly poneromorph ants - Compared with other venomous animals, ant poisons are largely unexplored. In Brazil, incidents caused by stings of these insects are generally not documented. From papers found through PubMed, we note that little is known about the venom of ants, with only about 400 articles published on this topic being found. By contrast, there is much more information available on other types of venom, such as that of snakes. Ant venoms can be considered as a source of novel compounds, mainly types of proteins, peptides, amines and alkaloids. Identifying the components of these venoms can help us to understand their mechanism of action, the importance of their constituents to ant survival, the mechanisms of their toxicity to humans and other organisms, and can assist in the development of compounds of strategic interest for the pharmaceutical industry and the field of chemistry in general. To achieve this, researchers are using technologies from different scientific fields, primarily for the purpose of discovering and developing new drugs. The techniques used in proteomics analysis are helping to unravel the protein composition and biological activity of the poison constituents. From the point of view of molecular toxinology and venomics, scientific interest for animal venoms has grown sharply due to the variety of bioactive compounds already discovered, the risks to safety, and the potential therapeutic uses of isolated compounds. The results point to a major structural diversity of peptides, with more than a hundred different peptides already known in the composition of venoms. We also found large amounts of enzymes such as lipases, hyaluronidases, phosphatases, phospholipases and esterases. Venoms of ants that contain alkaloids have been well studied to date, especially in species of the genera *Monomorium* and *Solenopsis*. However, ant venoms from different subfamilies have been proven rich in protein and peptide compounds. In poneromorphs this is also true and many peptides have been described, especially in the venoms of Ectatomminae and Ponerinae.

Introdução

No Brasil em particular, e nas Américas em geral, acidentes sérios provocados por ferroadas de formigas são raramente documentados. Porém, já foram descritas as graves consequências que uma única ferroada pode ocasionar, tais como dor aguda, sudorese, náuseas, alergias, choque anafilático, taquicardia, entre outras manifestações (HADDAD JR. et al., 2005; BLUM, 1992). A "falsa tocandira" (*Dinoponera gigantea* Perty, 1833), por exemplo, é capaz de aplicar uma ferroada extremamente dolorosa que pode provocar manifestações sistêmicas como febre, tremores, sudorese, náuseas, vômito, linfadenopatia e arritmia cardíaca (HADDAD JR. et al., 2005). Em alguns casos, uma sequência de ferroadas pode levar a vítima à morte (STEEN et al., 2005).

Muitos pesquisadores, juntamente com a indústria, têm buscado integrar diferentes áreas como farmacologia, bioquímica, química e biofísica, além da biologia molecular, no intuito de descobrir moléculas naturais de origem animal que sirvam de protótipo para o desenvolvimento de novos fármacos. Por isso, a utilização de técnicas moleculares, associada a ensaios biológicos, é de relevância indiscutível na busca de produtos naturais ainda pouco ou não explorados que apresentam compostos bioativos (PUPO; GALLO, 2007). Segundo Touchard et al. (2014), as peçonhas de formigas estão entre as fontes mais abundantes de compostos bioativos do planeta, ainda que praticamente inexploradas.

Métodos de Estudos de Peçonhas

A atividade das peçonhas de formigas é conhecida desde o final do século XVII (SPERLING, 1689, *In*: WHEELER, 1910), mas, comparada com a de outros animais, ainda pouco se sabe sobre sua composição, propriedades farmacológicas, imunológicas e alergênicas. Pinto *et al.* (2012) descrevem as peçonhas de formigas como ferramentas químicas, estratégicas na defesa das colônias, captura das presas, controle do território contra outros animais e na higienização contra doenças no interior da colônia.

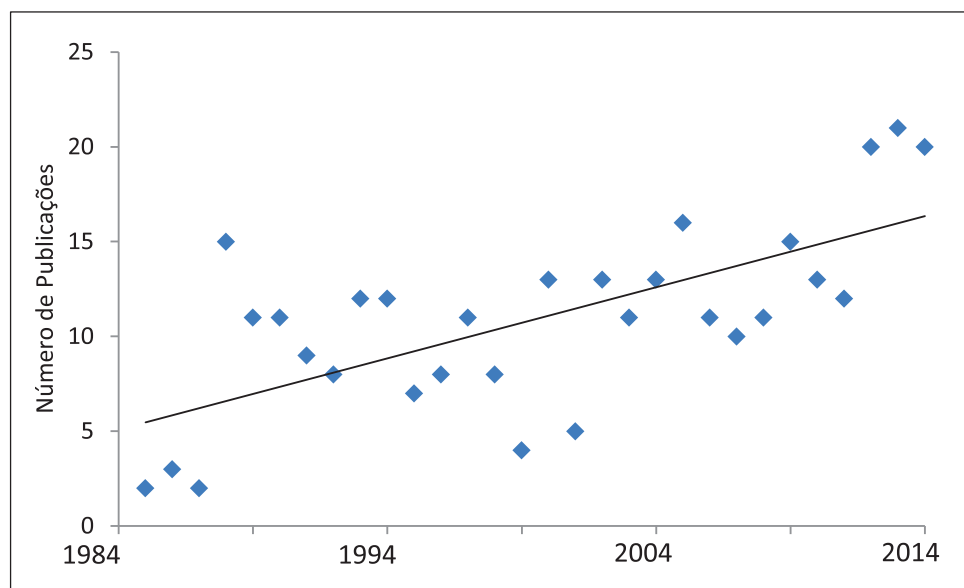
Um dos motivos da carência de estudos realizados com peçonhas de formigas é a pequena

quantidade de material biológico que pode ser extraído dos reservatórios glandulares (SANTOS et al., 2011), o que muito dificulta a identificação de componentes e análise de atividades farmacológicas. Contudo, na plataforma *PubMed* (Biblioteca Nacional de Saúde e Medicina dos Estados Unidos), vinculada ao NCBI (Centro Nacional de Informação em Biotecnologia dos Estados unidos), são encontrados atualmente 396 artigos (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/ consultado em 04/02/2015), quando se combinam as palavras-chaves "*venom*" e "*ant*". Segundo esse site, a primeira publicação abordando explicitamente o tema é de 1946 e 83% das publicações ocorreram nos últimos 30 anos com uma forte tendência a aumentar (Figura 18.1). Comparativamente, quando a palavra-chave *ant* é substituída por *snake* (serpente), são listadas 12.300 publicações, ou seja, até os tempos atuais, o investimento no estudo de venenos de serpentes foi cerca 31 vezes maior do que em relação aos venenos de formigas. Isto pode estar relacionado à importância toxicológica, à relativa facilidade de coleta do veneno das serpentes e à quantidade disponível por indivíduo, associando apelo e facilidade de estudo.

Proteômica de Peçonhas

O termo *Proteômica* foi empregado pela primeira vez em 1995 e definido como a caracterização em larga escala do conjunto de proteínas (o proteoma) expressas em uma célula ou tecido, a partir do genoma (WILKINS et al., 1996). O proteoma de um organismo reflete o conjunto de proteínas expressas por ele em determinada situação e, ao contrário do genoma, não é estático e pode se modificar, dependendo das condições e estímulos às quais este organismo está exposto (SILVA e SILVA et al., 2007). A proteômica estuda a estrutura, a função e o controle dos sistemas biológicos pela análise das propriedades, funções, sequência (identidade), abundância e atividade das proteínas expressas por uma célula ou organismo, assim como as modificações, interações e translocações sofridas pelas proteínas (WILLIAMS; HOCHSTRASSER, 1997).

Desta maneira, estudos proteômicos levam a três vertentes básicas, com implicações diretas nos campos da biologia molecular e da biotecnologia: (i) permitem a descoberta de vias metabólicas nas diversas etapas celulares, gerando um conhecimento sem precedente em biologia celular e bioquímica; (ii) viabilizam a identificação de novas moléculas bioativas, levando ao desenvolvimento de novos fármacos; e (iii) permitem também a identificação e caracterização de marcadores biológicos, isto é, moléculas endógenas ou exógenas específicas de determinado estado patológico (ROCHA *et al*., 2007).

Figura 18.1 Evolução do número de publicações sobre veneno de formigas informadas no PubMed, nos últimos 30 anos. Na busca realizada em http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/ foram utilizadas as palavras-chave "ant" e "venom".

A proteômica tem um papel essencial na descoberta de novos peptídeos e permite aos pesquisadores visualizar, comparar e identificar uma grande quantidade de proteínas. Além disso, possibilita a obtenção de informações quantitativas de proteínas expressas e modificações pós-transducionais que não podem ser deduzidas através do estudo do genoma (DIZ et al., 2012). Vale ressaltar, no entanto, que os bancos de dados genômicos e transcriptômicos facilitam as análises proteômicas, especialmente na identificação de proteínas. O processamento e análise de dados proteômicos é complexo e consiste em uma sucessão de etapas metodológicas (DOMON; AEBERSON, 2006). Uma análise transparente e consistente de informações nas sequências LC/MS (Cromatografia Líquida/ Espectrometria de Massas) ou LC/MS/MS (Cromatografia Líquida/ Espectrometria de Massas/ Espectrometria de Massas) requer múltiplos estágios. Esses incluem desde o processamento de dados brutos para extrair informações e sinais relevantes, a busca em banco de dados para designar os espectros de sequências proteicas, e o armazenamento dos resultados em bancos de dados (DOMON; AEBERSON, 2006).

No banco de dados de proteínas do NCBI existem atualmente 283 acessos para sequências de proteínas de peçonhas de formiga (palavras-chave: *ant* e *venon*) (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/ acesso em 04/02/2015). Mas, esse banco de dados pode apresentar redundâncias. Por outro lado, no banco de dados do UNIPROT (http://www.uniprot.org/ acesso em 01/01/2015), onde são depositadas as sequências de proteínas caracterizadas, livres de redundâncias, são encontradas somente 88 sequências. Dessas, 41 foram revisadas e depositadas no banco de dados sobre sequências proteicas do Swiss-Prot (http://web.expasy.org/docs/swiss-prot_guideline.html/ acesso em 20/03/2015) e o restante não foi revisado. A quantidade de dados depositados nestes bancos tem crescido nos últimos anos e isto facilita novas análises proteômicas, que visam à identificação de componentes das peçonhas de formigas. Por sua vez, a Figura 18.1 evidencia um crescimento sensível no número de publicações no NCBI, com mais de 60 publicações (~16 %) somente nos últimos três anos, contra uma média de 12 publicações por ano nos anos anteriores. Esse recente crescimento do número de publicações sobre os venenos de formiga está certamente relacionado ao emprego das análises proteômicas. Por outro lado, estes dados revelam também um baixo número de pesquisadores dedicados a este tema.

Pesquisas visando identificar componentes das peçonhas de himenópteros podem ajudar a entender melhor o mecanismo de sua ação no organismo humano e podem auxiliar no desenvolvimento de alérgenos recombinantes para usos diagnóstico e terapêutico, a fim de beneficiar pessoas que apresentam reações alérgicas graves a esses compostos (SANTOS; PALMA, 2009; SANTOS et al., 2011). Através de estudos proteômicos, por exemplo, podem-se identificar proteínas alergênicas, proteínas envolvidas no dano tecidual e capazes de promover inflamação de tecidos, algumas neurotoxinas e proteínas associadas à comunicação química que funcionam como feromônios (PINTO et al., 2012). Dessa forma, análises proteômicas ajudam a entender os processos fisiológicos envolvidos no envenenamento, assim como aqueles relacionados mais particularmente à biologia e ecologia do animal nas suas relações com seu habitat e a comunidade de organismos na qual ele se insere.

Assim, do ponto de vista da toxinologia molecular e da venômica, o interesse científico e a preocupação pública sobre peçonhas animais têm crescido acentuadamente devido à grande diversidade de compostos bioativos, aos riscos para a segurança, e aos usos terapêuticos potenciais de compostos isolados (BOUZID et al., 2013).

Venômica: a Proteômica aplicada ao estudo das peçonhas

Fontes ricas de moléculas bioativas, as peçonhas de diversos animais têm sido exploradas através de técnicas proteômicas. Esta abordagem, desde 2009, é denominada *Venômica* (ESCOUBAS; KING, 2009).

Até a década de 1990, os estudos baseavam-se em métodos clássicos de caracterização bioquímica, tais como a cromatografia associada à eletroforese unidirecional (SDS-PAGE). Com o advento da Proteômica e o posterior desenvolvimento de técnicas mais sofisticadas, um novo panorama no estudo das peçonhas foi estabelecido. Protocolos como a eletroforese bidimensional (2D-SDS-PAGE) e a espectrometria de massas permitiram um aprofundamento sobre a bioquímica das peçonhas, especialmente no que diz respeito às proteínas (FOX; SERRANO, 2008).

Componentes proteicos da peçonha de diversos animais já foram total ou parcialmente caracterizados. Entre estes organismos, destacam-se

espécies de aranhas (SANTOS et al., 2009; KUHN-NENTWIG et al., 2011), serpentes (GIEORGIEVA et al., 2011), abelhas (GRAAF et al., 2009), vespas (SANTOS et al., 2011), formigas (HOFFMAN et al., 2005), escorpiões (SCHWARTZ et al., 2008), centopeias (RATES et al., 2007) e sapos (RATES et al., 2011).

Complexidade e Estrutura das Peçonhas

Insetos são invertebrados dotados de uma grande variedade de mecanismos de defesa, o que é um dos motivos pelos quais conseguiram ocupar os mais diversos ambientes terrestres (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; PALMA, 2006). As formigas são himenópteros aculeados, por apresentarem basalmente um aparelho inoculador (ferrão), além das glândulas secretoras correspondentes, onde a peçonha é produzida, armazenada em um reservatório conectado ao aparato inoculador. Algumas subfamílias de Formicidae perderam o ferrão através do processo evolutivo, através de modificações na morfologia da região terminal do gáster (como, por exemplo, o acidóporo na subfamília Formicinae, utilizado para projetar um veneno composto basicamente de acido fórmico e hidrocarbonetos).

i) Hymenoptera não Formicidae

Há mais de 50 anos, verificou-se que a peçonha bruta de abelhas apresentava atividade antimicrobiana, e a melitina foi isolada como uma das frações responsáveis por essa atividade (FENNEL et al., 1967). A peçonha bruta e uma fração isolada por cromatografia líquida apresentaram atividade antimicrobiana contra bactérias gram-positivas e gram-negativas, inclusive cepas resistentes de *Staphylococcus aureus* (FENNEL; SHIPMAN; COLE, 1967).

As peçonhas de himenópteros são caracterizadas como uma mistura complexa de proteínas, peptídeos, alcaloides e aminas (HIDER, 1988; JONES et al., 1999; HOFFMAN, 2006; PALMA, 2006; PINTO et al., 2012; TOUCHARD et al., 2014a,b). Os peptídeos são, em sua maioria, catiônicos, pequenos e lineares, apresentando um alto conteúdo de α-hélices, que são responsáveis pela lise de células, hemólise, liberação de histamina por mastócitos e atividades antimicrobianas (PALMA, 2006; AILI et al., 2014). Em geral, os peptídeos estão envolvidos em processos que incluem a permeabilização da membrana e sua consequente destruição, ocasionando a morte celular (DESBOIS et al., 2010). Esses processos podem também intensificar a dispersão de outras toxinas da peçonha nos tecidos (BOUZID et al., 2013). Dessa forma, himenópteros oferecem uma infinidade de moléculas biologicamente ativas que incorporam as bases fisiopatológicas das causas das alergias, do envenenamento pelas peçonhas de formigas e pelo uso tradicional e atual de formigas para medicamentos e na procura de novas drogas pela indústria (AILI et al., 2014; TORRES et al., 2014).

ii) Formicidae não poneromorfas

Touchard et al. (2014a) analisam a composição e a diversidade estrutural de peptídeos nas peçonhas de numerosas formigas com ferrão, poneromorfas ou não, em diversas subfamílias (Paraponerinae, Ponerinae, Myrmeciinae, Pseudomyrmecinae, Ectatomminae, Myrmicinae). Seus resultados apontam a grande diversidade estrutural dos peptídeos presentes na peçonha de formigas e demonstraram, por diversas metodologias que incluem a espectrometria de massa, que existem mais de uma centena de peptídeos diferentes na composição dessas peçonhas. Concluem afirmando que a complexidade de moléculas bioativas presentes na peçonha das formigas é semelhante ou maior que as encontradas em aranhas, escorpiões e serpentes (TOUCHARD et al., 2014a,b). De fato, até a presente data, as peçonhas de apenas onze espécies de formigas foram caracterizadas bioquimicamente e 72 sequências de peptídeos foram descritas, como, por exemplo, as poneratoxinas (PIEK et al., 1991, SZOLAJSKA et al., 2004), as ponericinas (ORIVEL et al., 2001), as bicarinalinas (RIFFLET et al., 2012) e as dinoponeratoxinas (COLOGNA et al., 2013, JOHNSON et al., 2010) Além disso, peçonhas de formigas contêm ainda enzimas variadas, como lipases, hialuronidases, fosfolipases ou estereases (PLUZHNIKOV et al., 2006).

Entre as Dorylinae, a única informação que se tem sobre peçonhas é para a espécie neotropical *Eciton burchellii* cujo veneno possui forte atividade esterásica, mas apresenta uma moderada imunogenicidade e citotoxicidade (BLUM, 1992).

Única entre as Myrmeciinae australianas, a composição proteica da peçonha de *Myrmecia pilosula* (*Jack jumper ant*) foi descrita, utilizando as técnicas de SDS-PAGE, cromatografia líquida de alta eficiência e espectrometria de massas. Estas

técnicas revelaram que o veneno possui um perfil formado por proteínas variando em tamanho de 26 a 90 kDa, dentre elas a pilosulina 1 (ou Myr p 3), uma proteína com caráter alergênico ligante de IgE (PAN; HINK, 2000; WIESE et al., 2006). As pilolusinas compreendem uma família de peptídeos que apresentam atividade hemolítica e citotoxicidade a linfócitos B transformados pelo vírus Epstein-Barr e a células mononucleares normais de sangue periférico (WU et al., 1998).

Na subfamília Myrmicinae há, sobretudo, informações sobre os venenos em três gêneros: *Pogonomyrmex*, *Solenopsis* e *Tetramorium*.

Formigas do gênero *Pogonomyrmex* apresentam elevado teor de enzimas no veneno, possuindo quantidades significativas de fosfolipases A e B, bem como hialuronidases, lipases, fosfatases e esterases, todas com potencial hemolítico (SCHMIDT; BLUM, 1978a e b).

Entre as "formigas de fogo", *Solenopsis invicta* é, de longe, a formiga cuja peçonha é a mais bem estudada. Sabe-se, que 95% do veneno são constituídos por alcaloides, principalmente a piperidina responsável pela pustulação no local da ferroada (DESLIPPE; GUO, 2000; CHEN; FADAMIRO, 2009). Hoffman e colaboradores (1988) identificaram quatro proteínas alergênicas (Sol i 1, Sol i 2, Sol i 3 e Sol i 4) na peçonha de *S. invicta*, sendo que a Sol i 2 e Sol i 4 não são similares às proteínas caracterizadas e encontradas em outros venenos (HOFFMAN; DOVE; JACOBSON, 1988). A Sol i 3 pertence à família do Antígeno 5 e a Sol i 1 é uma fosfolipase (HOFFMAN, 1993; HOFFMAN et al., 2005). Outras espécies do gênero *Solenopsis*, tais como *S. richteri, S. germinata, S. aurea* e *S. xyloni*, possuem peçonhas com composição semelhante à de *S. invicta*, para as quais também foram identificados quatro alérgenos proteicos principais (HOFFMAN et al., 1990).

Em 2005, Valles; Pereira identificaram e caracterizaram a presença da proteína transferrina na peçonha de *S. invicta*. Estudos moleculares da transferrina em várias espécies de insetos indicaram que esta é uma proteína multifuncional, de ligação iônica envolvida no metabolismo do ferro (YUN et al., 2009). Esta glicoproteína, ao controlar o nível de íons livres em fluidos biológicos, desempenha um papel biocida em bactérias, pois mantém o $Fe3+$ indisponível para ser utilizado no metabolismo microbiano (YUN et al., 2009). A transferrina obtida por processo recombinante possui atividade antimicrobiana contra bactérias gram-positivas e gram-negativas (YUN et al., 2009). Dessa forma, acredita-se que esta proteína pode desempenhar papel importante na defesa contra patógenos invasores e, juntamente com outros peptídeos com ação antimicrobiana, atue na manutenção de assepsia da colônia (PINTO et al., 2012).

A peçonha bruta de *Tetramorium bicarinatum* possui atividade antibacteriana contra cepas selvagens de *Staphylococcus aureus* e *S. xylosus* (BOUZID et al., 2013). Já no veneno de *Tetramorium caespitum*, foram identificados até o momento predominantemente componentes proteicos desprovidos de atividades fosfolipásica ou hialuronidásica (VON SICARD et al., 1989).

Diversas Myrmicinae possuem peçonha cujos componentes principais são alcaloides do tipo piperidina, pirrolidina e pirrolizínicos, passíveis de serem utilizados para a concepção de novos produtos farmacêuticos (PLUZHNIKOV et al., 2006).

No veneno da Pseudomyrmecinae *Pseudomyrmex triplarinus* foram encontradas proteínas que foram caracterizadas como fosfolipase, mimerxina e hemolisina (Pan, 2000 Apud: HOFFMAN, 2010). TOUCHARD et al. (2014c) descreveram a ação paralisante e letal da peçonha da *Pseudomyrmex penetrator, P. termitarius* e *P. gracilis* em operários do térmita *Nasutitermes costalis*. As análises das frações obtidas por HPLC e MALDI-TOF MS revelaram que o veneno de *P. termitarius* é composto de 87 peptídeos lineares, enquanto que as peçonhas de *P. gracilis* e *P. penetrator* são compostas por 23 e 26 peptídeos, respectivamente. Os autores defendem que estes peptídeos estão diretamente ligados à ação paralisante e letal destas peçonhas às presas.

iii) Poneromorfas

Nas Ectatomminae são conhecidas algumas neurotoxinas, como a ectatomina, isolada da peçonha de *Ectatomma tuberculatum*. Esta é uma proteína básica, de peso molecular igual a 7.928 Da e ponto isoelétrico igual a 9.95. Em concentrações baixas (0,05 a 1,0 µM), a ectatomina provoca a formação de canais em membranas celulares e artificiais e é responsável pela maior toxicidade da peçonha em mamíferos e insetos (PLUZHNIKOV et al., 1999).

Na subfamília Paraponerinae, a única informação disponível é o isolamento de um neuropeptídeo na peçonha de *Paraponera clavata* (SZOLAJSKA et al., 2004).

Entre as Ponerinae, Orivel et al. (2001) isolaram 15 novos peptídeos que apresentaram atividade antimicrobiana, inseticida e hemolítica na peçonha da espécie neotropical *Neoponera goeldii*. Em *Dinoponera australis* (Ponerinae), foram identificados seis peptídeos para os quais a atividade biológica ainda não foi definida (JOHNSON et al., 2010, COLOGNA et al., 2013).

As formigas *Brachyponera chinensis, Brachyponera sennaarensis,* e *N. goeldii* são implicadas comumente em acidentes decorrentes de ferroadas, onde a peçonha é responsável de quadros de anafilatoxia nas vítimas (HOFFMAN, 2010). Na peçonha de *B. sennaarensis,* foram identificadas proteínas com massa molecular de 16 e 24 kDa, caracterizadas como ligantes IgE. A proteína de 24 kDa foi caracterizada como similar ao antígeno de mesmo peso molecular descrito para *S. invicta* (REUNALA et al., 2005) e também isolado da peçonha de *B. chinensis* (LEE et al., 2009). Tal antígeno já foi sequenciado e sua estrutura tridimensional determinada por técnicas cristalográficas (HOFFMAN, 2010). Manso et al. (2010), também através da técnica de eletroforese bidimensional, identificaram na peçonha de *N. goeldii* quatro proteínas ligantes de IgE com peso entre 30 e 45 kDa.

Atividade biológica

Peçonhas de formigas que possuem grande quantidade de alcaloides na sua composição foram até o momento bem estudadas, particularmente as produzidas por espécies dos gêneros *Monomorium* sp. e *Solenopsis* sp. (JONES et al., 1999; DESLIPPE; GUO, 2000; CHEN; FADAMIRO, 2009). Em geral, as peçonhas de formigas dos grupos Poneroide e Formicoide são ricas em compostos proteicos. Os Poneroides apresentam em sua composição grande quantidade de peptídeos, especialmente nas peçonhas da subfamília Ponerinae. Peptideos também estão sendo isolados e caracterizados a partir da peçonha de formigas do grupo Formicoide, nas subfamílias Ectatomminae, Myrmeciinae, Myrmicinae e Pseudomyrmecinae (PLUZHNIKOV et al., 1999, WU et al., 1998; SZOLAJSKA et al., 2004; BOUZID et al. 2013; COLOGNA et al., 2013; TOUCHARD et al. 2014a, b, c; AILI et al., 2014).

i) Organismos não Formicidae

Os estudos mais extensivos de caracterização de peçonhas, dentro dos himenópteros, são voltados para as abelhas sociais, especialmente *Apis*, e diversas vespas sociais (*Vespula*, *Vespa* e *Polistes*) (SANTANA, 2008). Outros organismos também tiveram sua peçonha bastante estudada, e alguns com comprovada bioatividade. Neste grupo, incluem-se gastrópodes, aranhas, serpentes, lagartos, escorpiões e anêmonas marinhas. O captopril, por exemplo, uma droga anti-hipertensiva empregada em medicina, foi isolada da peçonha da serpente *Bothrops jararaca* (LEWIS; GARCIA, 2003).

Tais atividades biológicas nem sempre se mostram benéficas e isso depende do mecanismo de ação e do organismo no qual a peçonha é inoculada. Por exemplo, a peçonha do escorpião (*Tityus serrulatus*) possui atividade imunomodulatória sobre macrófagos murinos, interferindo na produção e liberação de determinadas citocinas e óxido nítrico (PETRICEVICH et al., 2007). O mesmo efeito também foi demonstrado em macrófagos expostos aos venenos de outros animais: vespas (PONVERT et al., 2001), abelhas (JANG et al., 2005) e aranhas (ZANCHET et al., 2004).

Proteínas alergênicas também foram isoladas na peçonha da abelha *Apis mellifera carnica* como também três novas proteínas (PEIREN et al., 2005). Estas proteínas alergênicas (ou alérgenos) apresentam a propriedade de sensibilizar, ou seja, induzir o sistema imune a produzir anticorpos com elevada especificidade, desencadeando sintomas alérgicos em pacientes sensibilizados (HOFFMAN, 2006; AALBERSE, 2000). Os peptídeos bioativos e as proteínas são os principais responsáveis por edema, dores prolongadas, eritema, reações alérgicas e sistêmicas (LORENZI, 2002).

A melitina é um peptídeo potencialmente tóxico e com grande atividade hemolítica, que foi isolado da peçonha de *A. mellifera* (SCIANI et al., 2010). Acredita-se que a importância da melitina nas peçonhas pode estar relacionada a sua capacidade de ativar ou inativar peptídeos (LEE et al., 2007; PEIREN et al., 2008).

Além disso, algumas peçonhas apresentam atividade hemolítica e/ou citotóxica, induzindo morte, geralmente por apoptose, em células humanas (BERNHEIMER et al., 1980; NUNES et al., 2012).

Uma proteína foi identificada no veneno de vespa *Cyphononyx dorsalis* apresentando efeito paralítico sob suas presas (YAMAMOTO et al., 2007). Na peçonha das vespas solitárias *Eumenes pomiformis* e *Orancistrocerus drewseni* foram

identificadas mais de 20 proteínas, sendo a arginina quinase a proteína predominante (BAEK; LEE, 2010).

ii) Formicidae não Poneromorfas

Diversas peçonhas e toxinas de formigas têm propriedades antimicrobianas, como a solenopsina A, um alcaloide isolado da peçonha de *S. invicta* que inibe sinalização intracelular na bactéria Gram-negativa *Pseudomonas aeruginosa* (PARK et al., 2008). O alcaloide piperideína isolado da peçonha de *S. invicta* exibe atividade antifúngica (DAI et al., 2011). A isosolenopsina A, outro alcaloide isolado desta mesma formiga, é um potente inibidor seletivo da isoforma neuronal da óxido nítrico-sintase, que pode ter efeito significativo nas reações adversas das ferroadas (YI et al., 2003).

Na peçonha da formiga australiana *Myrmecia pilulosa*, foram isolados três peptídeos citotóxicos (pilosulinas 1, 2 e 3) (WU et al., 1998). A pilosulina-1, caracterizada como um potente peptídeo antimicrobiano de amplo espectro, apresenta atividade contra microrganismos padrões e multirresistentes Gram-positivos, Gram -negativos e *Candida albicans* (PLUZHNIKOV et al., 2006).

O veneno de determinadas espécies de formigas apresenta propriedades citotóxicas, como em *Formica rufa* (BLUM, 1992), e/ou ação hemolítica, como em *Myrmecia pilosula* (MATUSZEK et al., 1992), *Pseudomyrmex triplarinus* (HINK; PAPPAS; JAWORSKI, 1994), *Solenopsis* spp. e *Myrmica ruginodis* (BLUM, 1992), *Pogonomyrmex barbatus* (BERNHEIMER et al., 1980), *Myrmecia pilosula* (MATUSZEK et al., 1992). As concentrações mínimas de hemólise são variáveis e, dentro de um mesmo gênero, pode haver uma grande discrepância. Por exemplo, são necessárias 500 unid./mg da peçonha seca de *Pogonomyrmex barbatus* para que haja 50% de hemólise (BERNHEIMER et al., 1980) [comparativamente, são necessárias apenas 10 unid./mg da peçonha seca de *Paraponera clavata* para obter o mesmo valor de hemólise (SCHMIDT et al., 1984)]. Segundo Matuszek et al. (1992), é necessária uma concentração de 65 ug/mL da peçonha da formiga *Myrmecia pilosula* para gerar 12,5% de hemólise. A hemólise pode ser resultado de um ou mais mecanismos de ação, geralmente ligados à ação de enzima(s). Pode haver uma hemólise direta, onde um ou mais componentes da peçonha agem sobre a membrana eritrocítica, gerando poros e levando à lise. Por exemplo, as fosfolipases clivam os fosfolipídeos da membrana, formando canais e proteínas/peptídeos que possuem atividade surfactante, ambos, favorecendo o extravasamento do conteúdo intracelular (HINK et al., 1994; MATUSZEK et al., 1992). A hemólise indireta pode ser, por exemplo, mediada por ação do complemento, onde componentes da peçonha, como metaloproteinases, facilitam a ação das proteínas iniciadoras da cascata de ativação do complemento (TAMBOURGI et al., 2000).

O veneno de várias espécies apresenta outras propriedades interessantes. Na medicina chinesa, por exemplo, extratos de *Polyrhachis lamellidens* são tidos como anti-inflamatórios e analgésicos (KOU et al., 2005). Da peçonha de *Pseudomyrmex triplarinus* foram isoladas seis isoformas de uma proteína com ação anti-inflamatória em edema experimental (PAN; HINK, 2000). A pilosulina 5 da peçonha de *M. pilosula* é capaz de provocar a liberação de histamina (INAGAKI et al., 2008).

Além disso, a peçonha de algumas formigas pode ainda interferir em outros processos imunológicos, criando um quadro pró-inflamatório, agindo sobre a liberação de determinadas citocinas (SANTANA, 2008), ativação do complemento (SHULTZ et al., 1979) e liberação de mediadores lipídicos, como a histamina (LIND, 1982). A maioria dos componentes alergênicos contidos em venenos de formigas inclui compostos de cerca de 30 kDa (WIESE et al., 2006).

iii) Poneromorfas

Na subfamília Ectatomminae, a ectatomina, uma toxina isolada de *Ectatomma tuberculatum*, age na membrana celular formando canais, e age também em canais de cálcio de miocárdio isolado de rato (PLUZHNIKOV et al., 1999).

Na subfamília Paraponerinae, alguns dos componentes responsáveis para a atividade tóxica de venenos têm sido isolados, tais como a poneratoxina, isolada da peçonha da tocandeira (também conhecida como tocandira ou, ainda, tucandeira) *Paraponera clavata* (SZOLAJSKA, 2004) e cininas neurotóxicas (PIEK, 1991). Além disso, foram encontradas cininas neurotóxicas em peçonhas de diversas formigas, em particular *P. clavata* (PIEK, 1991). Seu veneno possui um neuropeptídeo que afeta os canais de sódio e bloqueia a transmissão

sináptica no sistema nervoso central do inseto, de maneira dose-dependente (PLUZHNIKOV et al., 2006).

Na subfamília Ponerinae, efeitos tóxicos de peçonhas e veneno de diversas espécies de formigas em insetos são relatados, principalmente das peçonhas de Ponerinae nos gêneros *Brachyponera* (*B. chinensis, B. sennaarensis*), *Bothroponera* (*Bothroponera insularis), Neoponera* (*Neoponera apicalis, Neoponera obscuricornis* [provavelmente *Neoponera verenae*], *Neoponera villosa), Paltothyreus* (*Paltothyreus tarsatus), Pseudoneoponera* (*Pseudoneoponera tridentata*) (ORIVEL; DEJEAN, 2001; ORIVEL et al., 2001, CRUZ LÓPEZ et al., 1997, NIKBAKHTZADEH et al. 2009, MASCHWITZ et al. 1981). A indução de apoptose celular foi identificada por BADR et al. (2012) na peçonha de *B. sennaarensis* frente a células de linhagem tumorais.

Em *Neoponera goeldii* foram isolados ponericinas, peptídeos que apresentam atividades hemolítica, inseticida contra larvas de gafanhotos, e antimicrobiana, contra bactérias Gram-positivas e Gram-negativas (ORIVEL; DEJEAN, 2001; PLUZHNIKOV et al., 2006). O ensaio antibacteriano utilizando a peçonha bruta da formiga *N. goeldii* demonstrou forte ação contra bactérias gram-positivas (*Staphylococcus aureus* CIP 677, *S. aureus* LMA, entre outros) e gram-negativas (*Escherichia coli* CIP 548, *E. coli* L, *Klebsiella pneumoniae* CIP 8291, *Pseudomonas aeruginosa* CIP A22), a uma concentração de 30 μg (peçonha bruta liofilizada)/μL (ORIVEL et al., 2001).

A peçonha de *B. sennaarensis* afeta a viabilidade celular de células de linhagem tumoral de câncer de mama, de maneira dose-dependente, ao passo que não afeta a viabilidade de células normais do epitélio de mama, nem de células mononucleares de sangue periférico (BADR et al., 2012). Além disso, apresenta atividade anti-inflamatória *in vivo* (DKHIL et al. 2010). Kim et al. (2001) demonstraram a presença um ligante específico de IgE na anafilaxia causada por *B. chinensis*.

A poneratoxina de *P. clavata* também tem atividade neurotóxica (SZOLAJSKA et al., 2004), sendo capaz de afetar a transmissão neuromuscular em ratos, age pré- e pós-sinapticamente (HENDRICH et al., 2002). Da peçonha de *Dinoponera quadriceps,* foram isoladas neurotoxinas com potencial pró e anticonvulsivante em modelo murino (NÔGA et al., 2012, COLOGNA et al., 2013).

Referências

AALBERSE, R. C. Structural Biology of Allergens. **Journal of Allergy *and* Clinical Immunology,** v.106, n.2, p. 228-238, 2000.

AILI, S. R.; TOUCHARD, A.; ESCOUBAS, P.; PADULA, M.; ORIVEL, J.; DEJEAN, A.; NICHOLSON. G.M. *Diversity of peptide toxins* in *stinging ant venoms*. **Toxicon**, v. 92, p. 166-178, 2014.

BADR, G.; GARRAUD, O.; DAGHESTANI, M.; AL-KHALIFA, M. S.; RICHARD, Y. Human breast carcinoma cells are induced to apoptosis by samsum ant venom through an IGF-1-dependant pathway, PI3K/AKT and ERK signaling. **Cellular immunology**, v. 273, n. 1, p. 10–6, 2012.

BAEK, J. H.; LEE, S. H. Identification and characterization of venom proteins of two solitary wasps, *Eumenes pomiformis* and *Orancistrocerus drewseni*. **Toxicon**, v. 56, n. 4, p. 554–562, 2010.

BERNHEIMER, A. W.; AVIGAD, L. S.; SCHMIDT, J. O. A hemolytic polypeptide from the venom of the red harvester ant, *Pogonomyrmex barbatus*. **Toxicon**, v. 18, n. 3, 271-278, 1980.

BLUM, M. S. Ant venoms: chemical and pharmacological properties. **Journal of Toxicology Toxin Reviews**, v. 11, p. 115-64, 1992.

BOUZID, W., KLOPP, C., VERDENAUD, M., DUCANCEL, F., VETILLARD, A. Profiling the venom gland transcriptome of *Tetramorium bicarinatum* (Hymenoptera: Formicidae): the first transcriptome analysis of an ant species. **Toxicon**, v. 70, p. 70–81, 2013.

CHEN, L.; FADAMIRO, H. Y. I-Re-investigation of venom chemistry of *Solenopsis* fire ants. II-Identification of novel alkaloids in *S. invicta*. **Toxicon**, v. 53, p. 479–486, 2009.

COLOGNA, C. T., CARDOSO, J. S., JOURDAN, E., DEGUELDRE, M., UPERT, G., GILLES, N., UETANABARO, A. P. T. ; COSTA NETO, E. M., THONART, P. ; PAUW, E., QUINTON, L. Peptidomic comparison and characterization of the major components of the venom of the giant ant *Dinoponera quadriceps* collected in four different areas of Brazil. **Journal of Proteomics**, v. 94, p. 413-422, 2013.

CRUZ LÓPEZ, L. C.; MORGAN, E. D. Explanation of the bitter taste of the venom of the ponerine ant *Pachycondyla apicalis*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 23, p. 705-12, 1997.

DAI, L.; JACOB, M. R.; KHAN, S. I.; KHAN, I. A.; CLARK, A.M. Synthesis and antifungal activity of natural product-based 6-Alkyl-2,3,4,5-tetrahydropyridines. **Journal of Natural Products**, v. 74, n. 9, p. 2023-2026, 2011.

DESBOIS A. P., LANG S., GEMMELL C. G., COOTE P. J. Surface disinfection properties of the combination of an antimicrobial peptide, ranalexin, with an endopeptidase, lysostaphin, against methicillin-resistant *Staphylococcus aureus* (MRSA). **Journal of Applied Microbiology**, v.108, p.723-730, 2010.

DESLIPPE, R. J.; GUO, Y. J. Venom alkaloids of fire ants in relation to worker size and age. **Toxicon**. v.38, p.223-232, 2000.

DIZ, A. P., MARTINEX, M., ALVAREZ, E. R. Proteomics in evolutionary ecology: linking the genotype with the phenotype. **Molecular Ecology**, v.21, p.1060–1080, 2012.

DKHIL M, ABDEL-BAKI A, AL-QURAISHI S, AL-KHALIFA M. Anti-inflammatory activity of the venom from samsum ant *Pachycondyla sennaarensis*. **African Journal of Pharmacy and Pharmacology**; 4:115–118, 2010.

DOMON, B.; AEBERSOLD, R. Challenges and opportunities in proteomics data analysis. **Molecular; Cellular Proteomics**, v. 5, p. 1921–1926, 2006.

ESCOUBAS, P.; KING. G. F. Venomics as a drug discovery platform. **Expert Review Proteomics**, v. 6, n. 3, 221-224, 2009.

FENNELL, J.; SHIPMAN, W. e COLE, L. Antibacterial action of a bee venom fraction (melittin) against a penicillin-resistant staphylococcus and other microorganisms. **Research Development Technology Reports**, v. 5, p. 1–13, 1967.

FOX, J. W.; SERRANO, S. M. Exploring snake venom proteomes: multifaceted analyses for complex toxin mixtures. **Proteomics**, v. 8, p. 909-920, 2008.

GEORGIEVA, D. , SEIFERT, J., OHLER, M., BERGEN, M. V., SPENCER, P., ARNI, R. K., GENOV, N., CHRISTIAN, B.*Pseudechis australis* Venomics: Adaptation for a Defense against Microbial Pathogens and Recruitment of Body Transferrin. **Journal of Proteome Research**, v. 10, p. 2440–2464, 2011.

GRAAF, D. C., AERTS, M., DANNEELS, E., DECREESE, B. Bee, wasp and ant venomics pave the way for a component-resolved diagnosis of sting allergy. **Journal of Proteomics**, v. 72, p. 145-154, 2009.

HADDAD JUNIOR, V.; CARDOSO, J. L. C.; MORAES, R. H. P. Description of an injury in a human caused by a false tocandira (*Dinoponera gigantea*, Perty, 1833) with a revision on folkloric, pharmacological and clinical aspects of the giant ants of the genera *Paraponera* and *Dinoponera* (sub-family Ponerinae). **Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo**, v. 47, n.4, p 235-238, 2005.

HENDRICH, A. B., MOZRZYMAS, J. W., KONOPINSKA, D., SCUKA, M. The effect of poneratoxin on neuromuscular transmission in the rat diaphragm. **Cellular and Molecular Biology Letters**, v. 7, 195-202, 2002.

HIDER, R. C. Honeybee venom: a rich source of pharmacologically active peptides. **Endeavour**, new series, v. 12, n. 2, p. 60-62, 1988.

HINK, W. F.; PAPPAS, P. W.; JAWORSKI, D. C. Partial biochemical characterization of venom from the ant *Pseudomyrmex triplarinus*. **Toxicon**, v. 32, n. 7, p. 763-772, 1994.

HOFFMAN, D. R. Allergens in Hymenoptera venom XXII: comparison of venoms from two species of imported fire ants, *Solenopsis invicta* and *richteri*. **Journal of Allergy and Clinical Immunology**, v. 85, p. 988–996, 1990.

HOFFMAN, D. R. Hymenoptera venom allergens. **Clinical Reviews in Allergy; Immunology**, v. 30, n. 2, p. 109–128, 2006.

HOFFMAN, D. R. Allergens in Hymenoptera venom XXIV: the amino acid sequences of imported fire ant venom allergens Sol i II, Sol i III and Sol i IV. **Journal of Allergy *and* Clinical Immunology**, v. 91, p. 71–78, 1993.

HOFFMAN, D. R. Ant venoms. **Current Opinion in Allergy and Clinical Immunol.**, v. 10, 342–346, 2010.

HOFFMAN, D. R.; DOVE, D. E.; JACOBSON, R. S. Allergens in Hymenoptera venom XX. Isolation of four allergens from imported fire ant (*Solenopsis invicta*) venom. **Journal of Allergy and Clinical Immunology,** v. 82, p. 818–827, 1988.

HOFFMAN, D. R.; SAKELL, R. H.; SCHMIDT, M. Sol i 1, the phospholipase allergen of imported fire ant venom. **Journal of Allergy *and* Clinical Immunology**, v. 115, p. 611-616, 2005.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 732 p., 1990.

INAGAKI, H., AKAGI, M., IMAI, H. T., TAYLOR, R. W., WIESE, M. D., DAVIES, N. W., KUBO T Pilosulin 5, a novel histamine-releasing peptide of the Australian ant, *Myrmecia pilosula* (jack jumper ant). **Archives of Biochemistry and Biophysics**, v. 477, p. 411-416, 2008.

JANG, H. S. KIM, S. K., HAN, J. B., AHN, H. J., BAE, H., MIN, B. I. Effects of bee venom on the pro-inflammatory responses in RAW 264.7 macrophage cell line. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 99, p. 157-160, 2005.

JOHNSON, S. R. COPELLO, J. A., EVANS, M. S., SUAREZ, A. V. A biochemical characterization of the major peptides from the venom of the giant Neotropical hunting ant *Dinoponera australis.* **Toxicon.** v.55, p.702-710, 2010.

JONES, T. H., GORMAN, J. S. T., SNELLING, R. R., DELABIE, J. H. C., BLUM, M. S., GARRAFO, H. M., JAIN, P., DALY, J. W., SPANDE, T. F. Further alkaloids common to ants and frogs: decahydroquinolines and a quinolizidine. **Journal of Chemical Ecology**, 1999, v. 25, n. 5, p.1179-1193.

KIM, S. S., PARK, H. S., KIM, H. Y., LEE, S. K., NAHM, D. H. Anaphylaxis caused by the new ant, *Pachycondyla chinensis*: demonstration of specific IgE and IgE-binding components. **Journal of Allergy *and* Clinical Immunology**, v. 107, n. 6, p. 1095-1099, 2001

KOU, J., NI, Y., LI, N., WANG, J., LIU, L., JIANG, Z. H. Analgesic and anti-inflammatory activities of total extract and individual fractions of Chinese medicinal ants *Polyrhachis lamellidens*. **Biological; Pharmaceutical Bulletin**, v. 28, p. 176-180, 2005.

KUHN-NENTWIG, L.; STOCKLIN, R.; NENTWIG, W. Venom Composition and Strategies in Spiders: Is Everything Possible? **Advances in Insect Physiology**, v. 60, p. 1-86, 2011.

LEE, E. K., JEONG, K. Y., LYU, D. P., LEE, Y. W., SOHN, J. H., LIM, K. J. Characterization of the major allergens of *Pachycondyla chinensis* in ant sting anaphylaxis patients. **Clinical; Experimental Allergy**, v. 39, p. 602–607, 2009.

LEE, V. S. Y., TU, W. C., JINN, T. R., PENG, C. C., LIN, L. J., TZEN, J. T. C. Molecular cloning of the precursor polypeptide of mastoparan B and its putative processing enzyme, dipeptidyl peptidase IV, from the black-bellied hornet *Vespa basalis.* **Insect Molecular Biology,** v.16, p. 231–237, 2007.

LEWIS, R. J.; GARCIA, M. L. Therapeutic potential of venom peptides. **Nature Reviews**, v. 2, 790-802, 2003.

LIND, N. K. Mechanism of action of fire ant (*Solenopsis*) venoms. I. Lytic release of histamine from mast cells. **Toxicon**, v. 20, n. 5, p. 831-840, 1982.

LORENZI, C. C. B. **Estudo Estrutural de mastoparanos isolados de vespas solitárias.** Dissertação (Mestrado em Biofísica Molecular – Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas), Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto, 2002.

MANSO, E. C., CROCE, M, PINTO, J. R. A. S., SANTOS, K. S., SANTOS, L. D,. Anaphylaxis due to *Pachycondyla goeldii* ant: a case report. **Journal of Investigational Allergology and Clinical Immunology**, v. 20, n. 4, p. 352-363, 2010.

MASCHWITZ, U., JESSEN, K., MASCHWITZ, E. Foaming in Pachycondyla: a defence mechanism in ants. **Behavioral Ecology and Sociobiology,** V.40, p. 87-93, 1981.

MATUSZEK, M. A., WAYNE, C. H., STRUAN, K. S., ROGER, G. K. Pharmacological studies of jumper ant (*Myrmecia pilosula*) venom: evidence for the presence of histamine, and haemolytic and eicosanoid-releasing factors. **Toxicon**, v. 30, n. 9, p. 1081-1091, 1992.

NIKBAKHTZADEH, M. R., AKBARZADEH, K., TIRGARI, S. Bioecology and chemical diversity of abdominal glands in the iranian samsum ant *Pachycondyla sennaarensis* (Formicidae: Ponerinae). **Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases,**V. 15, p. 526-36, 2009.

NÔGA, D. A. M. F., CAGNI, F. C.; SANTOS, J. R.; AZEVEDO, D. L. O.; ARAÚJO, A. Pro- and anticonvulsant effects of the ant *Dinoponera quadriceps* venom in mice. **I Workshop Peçonha de Formigas: Pesquisas e Perspectivas**, Ilhéus - Brasil, 2012.

NUNES, E. S.; SOUZA M. A.; VAZ, A. F.; SILVA, T. G.; AGUIAR, J. S.; BATISTA, A. M.; GUERRA, M. M.; GUARNIERI, M. C.; COELHO, L. C.; CORREIA, M. T. Cytotoxic effect and apoptosis induction by Bothrops leucurus venom lectin on tumor cell lines. **Toxicon**, v. 59, n. v. 7-8, p. 667-671, 2012.

ORIVEL, J., REDEKER, V., LE CAER, J. P., KRIER, F., REVOL-JUNELLES, A. M., LONGEON, A. Ponericins, new antibacterial and insecticidal peptides from the venom of the ant *Pachycondyla goeldii*. **The Journal of Biological Chemistry**, v. 276, n. 21, p. 17823–17829, 2001.

ORIVEL, J.; DEJEAN, A. Comparative effect of the venoms of the ants of the genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Ponerinae). **Toxicon**, v. 39, p. 195-201, 2001.

PALMA, M. S., Insect venom peptides. **Handbook of Biologically Active Peptides**. 1ª ed. Oxford, Academic Press, cap. 56, p.409-416, 2006.

PAN, J.; HINK, W. F. Isolation and characterization of myrmexins, six isoforms of venom proteins with anti-inflammatory activity from the tropical ant, *Pseudomyrmex triplarinus*. **Toxicon**, v. 38, p. 1403-1413, 2000.

PARK, J., GUNNAR, F. KAUFMANN, J., PHILLIP B, JACK, L., A. Solenopsin A, a venom alkaloid from the fire ant *Solenopsis invicta*, inhibits quorum-sensing signaling in *Pseudomonas aeruginosa*. **The Journal of Infectious Diseases**, v. 198, 1198-1201, 2008.

PEIREN, N., DE GRAAF, D. C.,VANROBAEYS, F., DANNEELS, E. L., DEVREESE, B., VAN BEEUMEN, J., JACOBS, F. J. Proteomic analysis of the honey bee worker venom gland focusing on the mechanisms of protection against tissue damage. **Toxicon**, v. 52, n. 1, p. 72–83, 2008.

PETRICEVICH, V. L., HERNÁNDEZ CRUZ, A., CORONAS, F. I., POSSANI, L. D. Toxin gamma from *Tityus serrulatus* scorpion venom plays an essential role in immunomodulation of macrophages. **Toxicon**, v. 50, p. 666-675, 2007.

PIEK, T. Neurotoxic kinins from wasp and ant venoms. **Toxicon**, v. 29, n. 2, p. 139-149, 1991.

PIEK, T., DUVAL, A., HUE, B., KARST, H., LAPIED. B., MANTEL, P., NAKAJIMA. T., PELHATE, M., SCHMIDT, J. O. L. Poneratoxin, a novel pepetide neurotoxin from the venom of the ant, *Paraponera clavata*. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 99, p. 487-495, 1991.

PINTO, J. R. A. S., FOX, E. G. P., SAIDEMBERG, D.M., SANTOS. L. D. Proteomic view of the venom from the fire ant *Solenopsis invicta* Buren. **Journal of Proteome Research**, v. 11, n. 9, p. 4643–53, 2012.

PLUZHNIKOV, K., BOCHAROV, D. N., KONONOVA, N. V., SUKHANOV, S. V., BALASHOVA, T. A., ARSENIEV, A. S., GRISHIN, E. V. Identification and structural analysis of a glycophospholipid component from the venom of ant *Paraponera clavata*. **Russian Journal of Bioorganic Chemistry**, v. 32, n. 5, p. 478-484, 2006.

PLUZHNIKOV, K., NOSYREVA, E., SHEVCHENKO, L., KOKOZ, Y., SCHMALZ, D., HUCHO, F., GRISHIN, E. Analysis of ectatomin action on cell membranes. **European Journal of Biochemistry/FEBS**, v. 262, n. 2, p. 501–506, 1999.

PONVERT, C., LE COURVOISIER, C., WEILL, B., BLOCH, E., PAUPE, J., SCHEINMANN, P. Kinetcs of plasma cytokine levels in children hyposensitized with wasp venom. **Cytokine**, v. 15, n. 4, p. 229-231, 2001.

PUPO, M. T.; GALLO, M. B. C. Biologia química: uma estratégia moderna para a pesquisa em produtos naturais. **Química Nova.** v. 30, n. 6, p. 1446-1455, 2007.

RATES, B. et al. Peptidomic dissection of the skin secretion of *Phasmahyla jandaia* (Bokermann and Sazima, 1978) (Anura, Hylidae, Phyllomedusinae). **Toxicon**, v. 57, n. 1, p. 35-52, 2011.

RATES, B., BEMQUERER, M. P., RICHARDSON, M., BORGES, M. H., MORALES, R. A., DE LIMA, M. E., PIMENTA, A. M. Venomic analyses of *Scolopendra viridicornis nigra* and *Scolopendra angulata* (Centipede, Scolopendromorpha): shedding light on venoms from a neglected group. **Toxicon**, v. 49, n. 6, p. 810-26, 2007.

REUNALA, T. et al. Characterization of IgE-binding allergens in Samsum ant venom. **Journal of Allergy and Clinical Immunology**, v. 115, p. 115-108., 2005.

RIFFLET, A., SABINE. G., NATHAN. T., JÉRÔME, O., JÉRÔME, L. C. Identification and characterization of a novel antimicrobial peptide from the venom of the ant *Tetramorium bicarinatum*. **Peptides**, v. 38, p. 363-378, 2012.

ROCHA, T. L., BRUMMER-KOVENKONTIO, H., SAARIEN, K., RASANEN, L., LESTRINGANT, Eletroforese bidimensional e análise de proteomas. **Embrapa**, **Comunicado Técnico** n. 137, p. 1-12, 2007.

SANTANA, F. A. **Imunogenicidade do veneno de *Dinoponera australis* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae)**. Tese (Doutorado em Genética e Bioquímica) - Instituto de Genética e Bioquímica, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, Minas Gerais, 2008.

SANTOS, L. D., PIERONI, M., MENEGASSO, A. R. S., PINTO, J. R. A. S., PALMA, M. S. Brown Recluse Spider Venom: Proteomic Analysis and Proposal of a Puta- tive Mechanism of Action. **Protein and Peptide Letters**, v. 16, n. 8, p. 933–943, 2009.

SANTOS, L. D., PIERONI, M., MENEGASSO, A. R. S., PINTO, J. R. A. S., PALMA, M. S. A new scenario of bioprospecting of Hymenoptera venoms through proteomic approach. **Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases,** v. 17, n. 4, p. 364–377, 2011.

SANTOS, L. D.; PALMA, M. S. Análise proteômica de venenos de himenópteros e a tecnologia de alérgenos recombinantes. p. 1-3, *In*: CASTRO, F. F. M.; PALMA, M. S. (Coord.). **Alergia a Venenos de Insetos,** 1 ed. (Série Alergias). Barueri: Manole. 231 p., 2009.

SCHMIDT, J. O.; BLUM, M. S. A harvester ant venom: chemistry and pharmacology. **Science**, v. 200, 1064–1066, 1978b.

SCHMIDT, J. O.; BLUM, M. S. The biochemical constituents of the venom of the harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. **Comparative Biochemistry and Physiology - Part C: Toxicology; Pharmacology**, v. 61, p. 239–247, 1978a.

SCHMIDT, J. O.; BLUM, M. S.; OVERAL, W. L. Hemolytic Activities of Stinging Insect Venoms**. Archives of Insect Biochemistry and Physiology**, p. 155-160, 1984.

SCHWARTZ, E. F., CAMARGOS, T. S., ZAMUDIO, F. Z., SILVA, L. P., BLOCH JR, C., CAIXETA, F. Mass spectrometry analysis, amino acid sequence and biological activity of venom components from the Brazilian scorpion *Opisthacanthus cayaporum*. **Toxicon**, v. 51, p. 1499-1508, 2008.

SCIANI, J. M., MARQUES-PORTO, R., LOURENÇO JR, A., ORSI, R. O., FERREIRA JUNIOR, R. S., BARRAVIERA, B., PIMENTA, D. C. Identification of a novel melittin isoform from Africanized *Apis mellifera* venom. **Peptides**, v**.** 31, n.8, p.1473-1479, 2010.

SHULTZ, D. R., ARNOLD, P. I., WU, M. C. Isolation and partial characterization of a polysaccharide in ant venom (*Pseudomyrmex* sp.) that activates the classical complement pathway. **Molecular Immunology**, v. 16, p. 253-264, 1979.

SILVA e SILVA, A. M.; CORRÊA, G. C.; REIS, E. M. Proteômica - uma abordagem funcional do estudo de genoma. **Saúde e Ambiente em Revista**, v. 2, n.2 2, p. 1-10, 2007.

STEEN, C. J., JANNIGER, C. K., SCHUTZER, S. E. Insect sting reactions to bees, wasps, and ants. **International Journal of Dermatology**, v. 44, p. 91–94, 2005.

SZOLAJSKA, E. POZNANSKI, J., FERBER, M. L., MICHALIK, J., GOUT, E., FENDER, P., BAILLY, I., DUBLET, D. Poneratoxin, a neurotoxin from ant venom. Structure and expression in insect cells and construction of a bio-insecticide. **European Journal of Biochemistry**, v. 271, p. 2127-2136, 2004.

TAMBOURGI, D. V., MORGAN, B. P., ANDRADE, R. M. G., MAGNOLI, F. C., BERG, C. W. *Loxosceles intermedia* spider envenomation induces activation of an endogenous metalloproteinase, resulting in cleavage of glycophorins from the erythrocyte surface and facilitating complement-mediated lysis. **Blood**, v. 95, p. 683-691, 2000.

TORRES, A. F. C., HUANG, C., CHONG, C.M., LEUNG, S. W., PRIETO-DA-SILVA, Á. R. B.ˌ HAVT, A., QUINET, P., MARTINS, A. M. C.,ˌ , SIMON, M. Y. L., I RÁDIS-BAPTISTA, G. Transcriptome Analysis in Venom Gland of the Predatory Giant Ant *Dinoponera quadriceps*: Insights into the Polypeptide Toxin Arsenal of Hymenopterans. **Plos One**, v. 9, n. 1, p. 1-17, 2014.

TOUCHARD, A.; DAUVOIS, M.; KOH, J. M. S.; PETITCLERC, F.; DEJEAN, A.; NICHOLSON, G. M.; ORIVEL, J.; ESCOUBAS, P. Elucidation of the un explored biodiversity of ant venom peptidomes via MALDI-POF mass spectrometry and its application for chemotaxonomy. **Proteomics**, v. 13, p. 105-217, 2014b.

TOUCHARD, A.; KOH, J. M. S.; AILI, S. R.; DEJEAN, A.; NICHOLSON, G. M.; ORIVEL, J.; ESCOUBAS, P. The complexity and structural diversity of venom peptidomes is revealed by mass spectrometry profiling. **Rapid Communications in Mass Spectrometry**, v. 29, p. 385-396, 2014a.

TOUCHARD, A.; LABRIÈRE, N.; ROUX, O.; PETITCLERC, F; ORIVEL, J.; ESCOUBAS, P.; KOH, J.M.S.; NICHOLSON, G.M.; DEJEAN, A. Venom toxicity and composition in three *Pseudomyrmex* ant species having different nesting modes. **Toxicon**, v. 88, p. 67-76, 2014c.

VALLES, S. M.; PEREIRA, R. M. *Solenopsis invicta* transferrin: cDNA cloning, gene architecture, and up-regulation in response to *Beauveria bassiana* infection. **Gene**. v.358, p. 60–66, 2005.

VON SICARD, N. A. E.; CANDY, D. J.; ANDERSON, M. The biochemical composition of venom from the pavement ant (*Tetramorium caespitum* L.). **Toxicon**, v. 27, n. 10, p. 1127-1133, 1989.

WHEELER, W. M., 1910. **Ants: their Structure, Development and Behavior**, Columbia University Press, New York, xxv + 663 p.

WIESE, M. D., CHATAWAY, T. K., DAVIES, N. W., MILNE, R. W., BROWN, S. G. A., GAI, W. P., HEDDLE, R. J. Proteomic analysis of *Myrmecia pilosula* (Jack jumper) ant venom. **Toxicon**, v. 47, n. 2, p. 208–217, 2006.

WILKINS, M. R.; PASQUALI, C.; APPEL, R. D. From proteins to proteomes: large scale proteina identification by two-dimensional electrophoresis and amino acid analysis. **Biotechnology**, v. 14, p. 61-65, 1996.

WILLIAMS, K. L.; HOCHSTRASSER, D. F. **Proteome Research: New Frontiers in Functional Genomics**, Springer, 245 p., 1997.

WU, Q. X., KING, M. A., DONOVAN, G. R., BALDO, B. A. Cytotoxicity of pilosulin 1, a peptide from the venom of the jumper ant *Myrmecia pilosula*. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1425, n. 1, p. 74–80, 1998.

YAMAMOTO, T., ARIMOTO, H., KINUMI, T., OBA, Y., UEMURAY. Identification of proteins from venom of the paralytic spider wasp, *Cyphononyx dorsalis*. **Insect Biochemistry and Molecular Biology**. v.37, p.278-286, 2007.

YI, G.B., MC CLENDON, D., DESAIAH, D., GODDARD, J., LISTER, A., MOFFITT, J., VANDER MEER, R. K., SHAZO, R., LEE, K.S., ROCHKHOLD, R. W. Fire ant venom alkaloid, isosolenopsin A, a potent and selective inhibitor of neuronal nitric oxide synthase. **International Journal of Toxicology**, v. 22, n. 2, p. 81-86, 2003.

YUN, E. Y., LEE, J. K., KWON, O. Y., HWANG, J. S., KIM, I., KANG, S. W., LEE, W. J., DING, J. L., GOO, T.W. *Bombyx mori* transferrin: genomic structure, expression and antimicrobial activity of recombinant protein. **Developmental and comparative Immunology**, v. 33, n. 10, p. 1064–1069, 2009.

ZANCHET, E. M.; LONGO, I.; CURY, Y. Involvement of spinal neurokinins, excitatory amino acids, proinflammatory cytokines, nitric oxide and prostanoids in pain facilitation induced by *Phoneutria nigriventer* spider venom. **Brain Research**, v. 1021, p. 101-111, 2004.

19

Biologia da nidificação e arquitetura de ninhos de formigas poneromorfas do Brasil

William Fernando Antonialli-Junior, Edilberto Giannotti, Márlon César Pereira, Adolfo da Silva-Melo

Resumo

O estudo de insetos sociais também inclui como forma de expressão de seu repertório comportamental a construção de uma estrutura que abriga e mantém condições ideais para manutenção e desenvolvimento de suas colônias. Um ninho, por definição, é um sistema de passagens e cavidades que se comunicam entre si e com o exterior. Os ninhos das formigas, popularmente chamados de formigueiros, podem ser construídos no chão, superficial ou subterraneamente, em madeiras, no interior de troncos ou mesmo em outras partes de plantas. As formigas também podem se instalar no interior das residências, sob azulejos e pisos, batentes, móveis ou aparelhos eletrodomésticos. Por outro lado, uma mesma espécie pode construir diferentes estruturas, dependendo do ambiente, clima, solo entre outros fatores. As formigas poneromorfas apresentam distribuição cosmopolita contando aproximadamente com 1.700 espécies inseridas em 49 gêneros de seis subfamílias: Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae e Proceratiinae. Formigas deste grupo estruturam seus ninhos de maneira relativamente simples. De modo geral, a maioria dos seus ninhos são construídos no solo, chamados de terrícolas e, neste caso, podem ser construídos subterraneamente ou superficialmente. Ninhos terrícolas subterrâneos típicos de formigas poneromorfas apresentam um único orifício de entrada com um túnel vertical que leva às câmaras horizontais, este sistema de câmaras e galerias simples são escavados, em geral, a poucos metros de profundidade. Ninhos terrícolas superficiais também são construídos por poneromorfas e, neste caso, muitas vezes associados a raízes de plantas, estrutura que deve ajudar a promover condições mais estáveis de temperatura e umidade relativa dentro do ninho. Um terceiro tipo de ninhos construídos por estas formigas são aqueles estruturados em partes orgânicas de vegetais vivos ou mortos, recebendo a terminologia de arborícolas. Neste contexto, destacam-se formigas do gênero *Pachycondyla* Smith 1858 que estruturam seus ninhos em cavidades naturais, ramos secos, cascas e raízes de árvores, atrás do pecíolo de palmeiras, em frutos secos e raízes de bromélias, gomos de bambu e árvores podres. Um traço importante do modelo arquitetônico que pode servir como ferramenta taxonômica é a presença de estruturas diferenciadas em torno ou sobre o orifício de entrada e saída do ninho.

ANTONIALLI-JUNIOR, William Fernando; GIANNOTTI, Edilberto; PEREIRA, Márlon César; SILVA-MELO, Adolfo da. Biologia da nidificação e arquitetura de ninhos de formigas poneromorfas do Brasil. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 285-294.

Essas estruturas são únicas para cada espécie e, portanto, servem para distingui-las. Algumas espécies do gênero *Ectatomma* Smith 1858 constroem estruturas em forma de chaminé na entrada e/ou saída do ninho, que devem ter a função de evitar a entrada de água no ninho, em períodos mais chuvosos. Os ninhos de poneromorfas, de maneira geral, não apresentam câmaras, que são usadas de forma especializada, ainda que haja relato de espécies de *Ectatomma* que usem sempre as câmaras mais profundas, no solo, para abrigar os imaturos e casos como o de *Pachycondyla striata* Smith 1858, que separam o estágio de pupa dos outros estágios em câmaras diferentes e, ainda, o de *Neoponera villosa* Fabricius 1804, que abrigam larvas de último instar e pupas em folhas mais centrais de bromélias. Ninhos de formigas deste grupo, sobretudo os subterrâneos, são na maioria monodômicos, ou seja, estruturam seus ninhos em um único sítio de nidificação. Contudo, há casos de ninhos polidômicos, no qual a colônia se fragmenta em mais de um sítio, buscando, sobretudo, otimizar a coleta de recursos. Algumas espécies podem ainda manter associação com outros artrópodes, inclusive outras espécies de formigas, e mesmo vertebrados compartilhando a mesma estrutura do ninho. De fato, há casos de espécies que se apropriam de ninhos pré-existentes de outras espécies. Admite-se que várias espécies de formigas incorporam cavidades ou ninhos de outros animais com a finalidade de poupar energia e ampliar sua colônia. Portanto, ainda que a arquitetura de ninho seja uma expressão importante do comportamento das formigas e que sua estrutura, além de estabelecer condições favoráveis para o desenvolvimento e proteção da colônia, também dá noção do contexto evolutivo em que a espécie se encontra, poucos são os trabalhos encontrados na literatura que já investigaram este tema.

Abstract

Nesting biology and nest architecture of poneromorph ants of Brazil - The study of social insects includes, as a form of expression of their behavioural repertoire, the building of a structure that shelters and maintains optimal conditions for the colonies' maintenance and development. A nest is a system of passages and cavities that are connected to each other and with the outside. Ant nests can be constructed on or below the ground, or can occur on wood, inside trunks of trees or in other plant parts. Ants can also live inside houses, under tiles and the floor, in doorjambs, furnishings or household appliances. The same species may build different structures depending on the environment, weather, soil and other factors. The poneromorph ants have a cosmopolitan distribution, with approximately 1,700 species included in 49 genera of six subfamilies. Ants of this group build relatively simple nests. In general, most of their nests are terricolous and may be constructed on the surface or underground. The typical poneromorph terricolous nests are underground, and have only one entrance hole with a vertical tunnel connected to horizontal chambers, which are generally excavated only a few meters deep. Poneromorphs also build superficial terricolous nests, and in this case they are commonly associated with roots, which may provide a more stable temperature and relative humidity inside the nest. The third kind of nest built by these ants, termed arboricolous, is structured in living or dead plant parts. *Pachycondyla* ants build their nests in natural cavities, dry branches, tree bark and roots, behind the petiole of palm trees, on dried fruit and on bromeliad roots, bamboo canes and rotting tree trunks. A taxonomically important trait of the architectural model is the presence of differentiated structures around or on the entrance and exit hole. These structures are often unique to each species and can therefore be used to distinguish them. Some species of the genus *Ectatomma* build chimney-like structures on the nest entrance and/or exit, which may function to prevent water from entering the nest in rainy periods. Poneromorph nests, in general, do not

have special-purpose chambers, although it has been reported that: some species of *Ectatomma* always use the deepest chambers in the ground to shelter juveniles; that *P. striata* separates the pupae from the other stages in different chambers; and that *P. villosa* shelters larvae of the last instars and pupae in more-central leaves of bromeliads. Most of the nests of ants belonging to this group, especially the underground ones, are monodomic, i.e., they build their nest in only one nesting site. However, there are polydomic nests in which the colony divides itself across more than one site as a strategy to optimize food collection. Some species are associated with other arthropods, including other ant species and even with vertebrates sharing the same nest structure. In fact, some species appropriate the nests of other species. It is thought that many ant species incorporate cavities or nests of other animals in order to save energy and expand their own colony. Thus, the nest architecture is not only an important expression of ant behaviour, but also in addition to establishing favorable conditions for the development and protection of the colony, gives some idea of the evolutionary context of the species, a subject treated in only a few studies.

1 Características gerais de ninhos

Os animais elaboram construções de muitos formatos, mas só os insetos sociais desenvolvem arquiteturas com alto padrão de sofisticação no reino animal (THERAULAZ et al.,1998). Os cupins, por exemplo, usam ninhos terrícolas ou arborícolas que são verdadeiras fortalezas capazes de promover um ambiente ideal para a vida de suas colônias. Muitas espécies de abelhas são construtoras especializadas em fundar colmeias que além de garantir o bem-estar para seus integrantes, também são usadas para processar e acondicionar alimento para adultos e imaturos em células individualizadas. As vespas sociais constroem ninhos fechados ou abertos, pedunculados ou não, ambos de papelão e, da mesma forma que as abelhas, individualizam os imaturos em células específicas (THERAULAZ et al.,1998).

Em oposição a este modelo, as formigas não separam os imaturos em células como em abelhas e vespas (SUDD; FRANKS, 1987); os ninhos das formigas oferecem um local em que as interações entre adultos-larva e larva-larva não têm obstáculos e, por isso, o ninho é um local propício para a maior parte das interações entre os membros da colônia (STARR, 1991).

Assim a construção e a ampliação do ninho são um conjunto de tarefas que requer operárias para trabalharem juntas, favorecendo a divisão de trabalho, de modo que cada indivíduo executa atividades distintas para completar uma sub-tarefa (ANDERSON; McSHEA, 2001).

Os ninhos de formigas apresentam construções visando uma variação favorável de temperatura, umidade e uma arquitetura que forneça importantes subsídios à sua organização social e cuidados com a prole (SUDD; FRANKS, 1987).

A arquitetura dos ninhos é de fundamental importância para as formigas que habitam ambientes extremos ou abertos (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Os ninhos construídos pelas formigas revelam alto investimento em localização, construção e regulação térmica (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Neste sentido, uma arquitetura complexa pode desenvolver um valioso e persistente micro-hábitat e normalmente tais características não ocorrem entre os indivíduos que constroem ninhos simples (PEETERS; HÖLLDOBLER, 1995).

As formigas organizam seus ninhos em câmaras para abrigar os adultos e os imaturos. Em muitas espécies de formigas os imaturos são separados em câmaras conforme o estágio de desenvolvimento. Isto se deve aos diferentes níveis de profundidade em que se encontram e que apresentam temperatura e umidade distintas em relação ao período do dia e do ano (SUDD; FRANKS, 1987). O sucesso deste grupo na elaboração destas estruturas é tão grande que diversos outros animais se beneficiam dos ninhos de formigas e os utilizam como locais de alimentação, reprodução ou simplesmente como abrigo no período de inatividade (SUDD; FRANKS, 1987, HÖLLDOBLER; WILSON, 1990, SÁNCHEZ-PIÑEIRO; GOMES, 1995).

O grupo poneromorfa tem uma distribuição cosmopolita e abriga aproximadamente 1.700 espécies em 55 gêneros de seis subfamílias: Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae e Proceratiinae (BOLTON, 2003). Estas formigas são, em geral, consideradas menos derivadas (WHEELER, 1926; WHEELER; WHEELER, 1952; WILSON, 1971; PEETERS, 1997; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; WILSON; HÖLLDOBLER, 2005) e constroem seus ninhos de forma relativamente simples (PEETERS et al., 1994; BRAUN et al., 1994). De fato, poucas espécies do grupo das poneromorfas têm ninhos elaborados, como é caso de *Harpegnathos saltator* Jerdon 1851 (PEETERS et al., 1994).

Entendemos por ninhos simples aqueles que são construídos com um número reduzido de câmaras, quase não são ramificados, ou têm somente um eixo vertical que termina em uma câmara, não apresentando organização estrutural e facilidade para acondicionar a cria e o alimento. No entanto, ninhos complexos, além de compartilhar destas características, são também estratégicos, com muitas entradas e/ou saídas para facilitar o acesso, também construídos em locais que permitam a sobrevivência e longevidade da colônia.

2 Classificação dos ninhos

As formigas usam diversas estratégias para construírem seus ninhos. Elas geralmente constroem ninhos em ramos secos, cascas e raízes de árvores, atrás do pecíolo das palmeiras, em frutos secos, raízes de bromélias, gomos de bambu, árvores podres ou aproveitam cavidades nas árvores ou no solo (LUEDERWALDT, 1926; MACKAY; MACKAY, 2010), também podem utilizar muitas estruturas produzidas pelo homem, e por isso muitas espécies de formigas são consideradas pragas urbanas.

Os ninhos são arborícolas quando construídos em plantas. Algumas espécies como *Neoponera villosa* Fabricius 1804, por exemplo, nidificam em bromélias do gênero *Aechmea* (LUEDERWALDT, 1926; ZARA; CAETANO, 2003), mas também podem estruturar seus ninhos em outras plantas (FERNANDES et al., 2014), troncos podres, preferencialmente em galerias abandonadas de larvas de coleópteros ou, ainda, no solo (LUEDERWALDT, 1926). De modo geral, o local e padrão de nidificação de *N. villosa* dependem das condições ambientais.

Neoponera curvinodis Forel 1899 pode construir seu ninho arborícola atrás das bainhas do pecíolo de folhas de uma palmeira do gênero *Syagrus sp*., onde há uma cavidade que é aproveitada pelas formigas para elaborar as câmaras utilizando matéria orgânica e/ou areia (FERNANDES et al., 2014).

Um modelo mais derivado de ninho arborícola é o de *Neoponera goeldii* Forel 1912 que geralmente constrói um sistema elaborado de papelão em forquilhas de galhos e neste integra sementes de epífitas, de forma que o sistema radicular destas plantas se desenvolve, reforçando a estrutura do ninho e permitindo que a formiga acrescente sobras de presas e fibras de raízes (ORIVEL et al., 1998).

Algumas espécies do gênero *Odontomachus* Latreille 1804, como *Odontomachus hastatus* Fabricius 1804, também são arborícolas e, neste caso, nidificam entre as raízes de bromélias epífitas fixadas em árvores e, na maioria das vezes, preferem a espécie *Vriesea procera*, no entanto só ocupam os espaços entre os tufos de raízes fasciculares, sem estruturar, de fato, um sistema de câmaras e galerias (CAMARGO; OLIVEIRA, 2012).

Gnamptogenys moelleri Forel 1912 também nidifica em bromélias, mas não tem preferências por nenhuma espécie destas plantas (COGNI; OLIVEIRA, 2004). O mesmo vale para *Hypoponera distinguenda* Emery 1890 e *Hypoponera foeda* Forel 1893 que abrigam suas colônias entre raízes de epífitas (LUEDERWALDT, 1926).

É fato, então, que muitas espécies de poneromorfas não realizam nenhum tipo de construção. Essas formigas podem, simplesmente, ocupar espaços disponíveis em galhos podres ainda fixos nas árvores, como é o caso de *Pachycondyla harpax* Fabricius 1804, que vive entre a casca e o tronco de árvores, ou também associadas às raízes de epífitas (LUEDERWALDT, 1926), entre raízes de gramíneas ou mesmo em galerias abandonadas de ninhos de outras espécies.

Colônias de *Neoponera inversa* Smith 1858 são encontradas em vagens de cacau podres na serapilheira e também em buracos na própria árvore (HEINZE et al, 2001; KOLMER; HEINZE, 2000). Também há registro de colônias de *N. inversa* (FERNANDES et al., 2013) e *Neoponera apicalis* Latreille 1802 (DELABIE et al., 2008) em galhos ou troncos caídos na superfície do solo.

As formigas do gênero *Typhlomyrmex* Mayr 1862 podem nidificar e forragear no solo ou em madeiras podres. *Typhlomyrmex rogenhoferi* Mayr 1862 vive exclusivamente em troncos de árvores

mortas enquanto que *Typhlomyrmex meire* Lacau, Villemant; Delabie 2004 vive associada a ninhos de cupins (*Syntermes grandis*), onde constrói pequenas câmaras para acondicionar larvas e pupas (BROWN, 1965; LACAU et al., 2001; LACAU et al., 2004).

Existem, ainda, casos de espécies que vivem em áreas urbanas e podem nidificar em fissuras de edificações como *Leptogenys propefalcigera* Smith 1858, por exemplo (FREITAS, 1995).

Quando construídos no solo, os ninhos são denominados de terrícolas, apresentando sistemas elaborados ou reutilizados pelas formigas como abrigo. Alguns ninhos, como o de *Pachycondyla striata* Smith 1858 são distribuídos no acamamento do solo e são construídos em locais sombreados e próximo das árvores, formando um sistema de câmaras superficial ao solo (LUEDERWALDT, 1926; SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2010).

Por outro lado, os ninhos subterrâneos podem apresentar um sistema de câmaras e galerias que varia de acordo com a espécie e mesmo com o tipo de ambiente onde a colônia nidifica.

3 Sistemas de câmaras e galerias

Para a maioria das espécies de formigas terrícolas a estrutura do ninho envolve um orifício de entrada-saída ou olheiro, além de túneis ou galerias que dão acesso a um complexo sistema de câmaras.

Os representantes Neotropicais de poneromorfas geralmente constroem ninhos subterrâneos pouco elaborados, com arquitetura simples, construindo um número relativamente pequeno de câmaras, às vezes só modificando e aumentando cavidades naturais (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; JAFFÉ, 1993; PEETERS et al., 1994). Os ninhos de *Ectatomma planidens* Borgmeier 1939, por exemplo, apresentam no máximo quatro câmaras interligadas por um sistema relativamente simples de túneis e ou galerias (ANTONIALLI-JUNIOR; GIANNOTTI, 2001). Entretanto, estruturas mais complexas podem ocorrer em algumas espécies como *Dinoponera quadriceps* Kempf 1971, que podem construir ninhos com até 16 câmaras (VASCONCELLOS et al., 2004).

Em geral, formigas de solo aumentam o número de câmaras de acordo com o aumento da população da colônia, como já descrito para *Ectatomma vizottoi* Almeida Filho 1987 (VIEIRA et al., 2007) e *D. quadriceps* (VASCONCELLOS et al., 2004). A profundidade de seus ninhos varia, então, de acordo com a quantidade de câmaras; contudo são, de fato, relativamente pouco profundos, como no caso de *Odontomachus bauri* Emery 1892 (CAETANO et al., 2002), que são considerados superficiais. Em *D. quadriceps*, os ninhos são considerados pouco profundos, variando entre 0,10 a 1,2m de profundidade (FOURCASSIÉ; OLIVIERA, 2002; VASCONCELLOS et al., 2004). No entanto, há casos como o de *E. vizottoi*, cujos ninhos podem chegar até 3,6m de profundidade (VIEIRA et al., 2007).

Em geral, formigas poneromorfas constroem seus ninhos com um único orifício de entrada-saída como nos casos de *Ectatomma brunneum* Smith 1858 (LA POLLA et al., 2003) e *E. vizottoi* (VIEIRA et al. 2007). Algumas espécies constroem, ao redor destes orifícios, estruturas peculiares na forma de chaminés, com solo e/ou trama de vegetais, como no caso de *Ectatomma opaciventre* Roger 1861, que provavelmente funcionam como barreira à entrada de água na época de chuva e que acabam funcionando como traço taxonômico para separação de espécies. Variações a esse padrão podem ser vistas em ninhos de *D. quadriceps* em que aproximadamente 20% dos ninhos apresentam dois orifícios de entrada-saída (VASCONCELLOS et al., 2004). Entretanto, casos mais extremos podem ser vistos em ninhos de *Dinoponera gigantea* Perty 1833, cujos ninhos podem apresentar de um a oito orifícios de entrada-saída. Nessa espécie, as colônias são estruturadas na base de árvores e orifícios de entradas-saída não formam montículos dando uma aparência conspícua junto ao chão (FOURCASSIE; OLIVEIRA, 2002). Ninhos de *Neoponera marginata* Roger 1861 podem conter até 11 orifícios de entradas e saída (LUEDERWALDT, 1926; LEAL; OLIVEIRA, 1995) e os de *P. striata* podem apresentar até 20 (LUEDERWALDT, 1926; SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2010).

A disposição interna de câmaras de ninhos subterrâneos de formigas deste grupo parece seguir um padrão básico, independente da profundidade que atinjam, com câmaras dispostas verticalmente uma abaixo da outra, conectadas por um único túnel, também disposto na vertical ou ligeiramente inclinado, como em *E. brunneum* (LA POLLA et al., 2003), *E. planidens* (ANTONIALLI-JUNIOR; GIANNOTTI, 2001), *E. opaciventre* (ANTONIALLI-JUNIOR; GIANNOTTI, 1997) e *E. vizottoi* (VIEIRA et al., 2007). Contudo, pode haver exceções como no caso de algumas espécies

de *Odontomachus* (BROWN, 1976; 1978; FERNANDEZ, 2003), que constroem um sistema interno de câmaras e túneis ramificados e superficiais aproveitando espaços entre o solo e raízes de plantas. Há, ainda, o caso de *Dinoponera australis* Emery 1901 (PAIVA; BRANDÃO, 1995), cuja disposição das câmaras segue os espaços entre raízes de plantas, geralmente na forma helicoidal. Outra exceção ao padrão geral de ninhos de poneromorfas é a presença de estruturas definidas como apêndices, encontrados em ninhos de *E. vizottoi* geralmente conectados às últimas câmaras, onde são encontrados detritos das colônias, ou seja, compartimentos específicos para depósitos de lixo (VIEIRA et al., 2007). Por outro lado, é possível que essas estruturas representem uma escavação em andamento, ou uma ampliação de câmara, como sugerido por Lapola et al. (2003).

De fato, várias espécies de poneromorfas estruturam seus ninhos associados a raízes de plantas. Esse é o caso para a maioria das espécies de *Dinoponera*; porém, isso pode estar relacionado ao ambiente em que esta colônia está localizada. Em *D. quadriceps,* que ocorre na Caatinga e Cerrado, os ninhos estão estritamente associados às árvores e, segundo alguns autores, isto seria uma estratégia para amenizar as condições de temperatura interna do ninho (DANTAS-DE-ARAUJO; JAISSON, 1994). No entanto, esta mesma espécie, quando em ambiente de Mata Atlântica, não associa seus ninhos a plantas (VASCONCELLOS et al., 2004). Além de *Dinoponera*, outras espécies utilizam as raízes de plantas para associar seus ninhos, como é o caso de algumas espécies de *Ectatomma, Neoponera, Pachycondyla* e *Paraponera* Smith 1858 (YOUNG; HERMANN, 1980; DELABIE, 1990; PAIVA; BRANDÃO, 1995; FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002; SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2010). Em ninhos de *P. striata*, apesar do sistema de câmaras relativamente simples típico de outras poneromorfas, parte das câmaras ocupam espaços disponíveis abaixo das tramas superficiais das raízes, enquanto outras se distribuem sob a camada de serapilheira (SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2010). Raízes, nesses casos, reforçam a estrutura do ninho, bem como ajudam na termorregulação das câmaras.

De forma geral, o sistema de câmaras e galerias de ninhos subterrâneos destas espécies é impregnado com uma substância provavelmente proveniente da glândula salivar e metapleural, que tem como função impermeabilizar o chão e paredes e também evitar a proliferação de microorganismos (ANTONIALLI-JUNIOR; GIANNOTTI, 1997; 2001; LA POLLA et al., 2003; VIEIRA et al., 2007). Mesmo em casos em que a espécie constrói seus ninhos associados a plantas, como no caso de *N. villosa*, que constroem seus ninhos entre espaços disponíveis entre folhas de bromélias, estas estruturas são recobertas com solo misturado a esta substância (CAETANO et al., 2002).

O formato das câmaras dos ninhos subterrâneos da maioria das espécies não segue um padrão definido, podendo apresentar variação, desde formas irregulares, como nos casos de *D. quadriceps* (VASCONCELLOS et al., 2004), *E. brunneum* (LA POLLA et al., 2003) e *E. opaciventre* (ANTONIALLI-JUNIOR; GIANNOTTI, 1997) até casos como os ninhos de *E. vizottoi* (VIEIRA et al., 2007) que podem apresentar formas variadas, podendo ser retangulares, hexagonais com dois lobos, ou mesmo irregulares (VIEIRA et al., 2007).

As poneromorfas não costumam fazer uso especializado das câmaras dos ninhos, como no caso de formigas cortadeiras (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990) que podem distribuir seus imaturos em câmaras diferentes de acordo com seus estágios. Estas espécies também costumam usar câmaras específicas para depositar os dejetos das colônias, evitando assim a autocontaminação e ao mesmo tempo servindo como fonte de calor, uma vez que estas câmaras, em geral, são as mais profundas. Esta última estratégia, no entanto, é seguida por algumas espécies de poneromorfas, como *E. brunneum* e *E. vizottoi*, que segundo Lapola et al. (2003) e Vieira et al. (2007), usam as últimas câmaras como depósito de lixo com estes mesmos objetivos.

Existem, ainda, como representantes das poneromorfas aquelas que podem ser consideradas nômades e não apresentam ninhos fixos, se deslocando em busca de locais com melhores recursos e, enventualmente, contruindo abrigos temporários, com uma mistura de pedaços de galhos, folhas e material próprio da colônia, como no caso de algumas espécies de *Leptogenys* (FLETCHER, 1971; DUNCAN, 1992).

4 Estratégias de nidificação envolvendo a fragmentação da colônia

Em alguns casos, colônias maduras de formigas podem ocupar mais de um sítio de nidificação, desenvolvendo uma estratégia de fragmentação da colônia conhecida como polidomia. De acordo com Hölldobler; Wilson (1990), um ninho polidômico é uma estrutura central, na qual operárias, rainhas e

imaturos convivem, acrescido de unidades secundárias conhecidas como ninhos satélites, os quais podem conter parte das operárias e imaturos pertencentes a estrutura principal. A polidomia poderia ser vista como uma estratégia (temporária ou permanente) adotada por algumas formigas para minimizar prejuízos que poderiam acometer uma colônia que se estrutura em um único sítio de nidificação (DEBOUT et al., 2007). Além disso, é possível que a estratégia de nidificação polidômica, por posicionar fragmentos da colônia em área mais ampla, permita otimizar a exploração de recursos pela colônia (LASKIS; TSCHINKEL, 2009). Entretanto, a polidomia envolve maior custo para a distribuição de recursos e necessidade de mecanismos mais eficientes de comunicação entre as subunidades (CROZIER; PAMILO, 1996).

Suspeita-se que a polidomia em poneromorfas seja mais uma estratégia facultativa do que obrigatória. Algumas colônias de *Centromyrmex alfaroi* Emery 1890, que são especializadas na predação de cupins, habitam os cupinzeiros e podem ocupar espaços diferentes dentro desta estrutura (DELABIE, 1995; DEJEAN; FÉNÉRON, 1999).

A polidomia em poneromorfas pode ocorrer tanto em espécies terrícolas quanto em arborícolas, entretanto há poucos casos descritos. Casos de polidomia em poneromorfas brasileiras já foram descritos nas espécies *D. gigantea, Prionopelta modesta* Forel 1909*, Paraponera clavata* Fabricius 1775*, Odontomachus mayi* Mann 1912*, N. goeldii* e *Ectatomma tuberculatum* Olivier 1792 (FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002; DEBOUT et al., 2007; ZINCK et al., 2008) e *E. opaciventre* (TOFOLO et al., 2014).

D. gigantea, por exemplo, de acordo com Fourcassié; Oliveira (2002), é uma espécie que pode apresentar certo grau de polidomia, provavelmente porque se dispersa por fissão; assim, colônias nidificadas em locais próximos têm um alto grau de parentesco. *Neoponera goeldii* também pode estruturar seus ninhos em polidomia, de acordo com as condições ambientais (DENIS et al., 2006). Segundo Tofolo et al. (2014), *E. opaciventre* apresenta uma distribuição espacial de seus ninhos que pode explicar a fragmentação de suas colônias, permitindo assim reduzir a competição intra-específica.

5 Ocupação de ninhos de poneromorfas por outros animais

Interações envolvendo formigas em seus ninhos e outros animais, sobretudo artrópodes, estão entre as formas mais variáveis e complexas daquelas que têm sido descritas para as interações envolvendo outros insetos sociais. A interação pode envolver desde a ocupação facultativa do ninho, associação para o uso conjunto de um mesmo espaço, até casos mais específicos como aqueles envolvendo parasitismo social facultativo ou obrigatório (KUTTER, 1950).

A ocupação de ninhos de formigas poneromorfas por parte de outros artrópodes já foi documentada em espécies como *D. quadriceps; E. opaciventre, E. planidens, E. brunneum* e *E. vizottoi* (VASCONCELLOS et al., 2004; ANTONIALLI-JUNIOR et al., 1997; ANTONIALLI-JUNIOR; GIANNOTTI, 2001; LA POLLA et al., 2003; VIEIRA et al., 2007). Estudos mostram que ninhos destas formigas podem abrigar desde pequenos invertebrados como isópodes, diplópodes ou hemípteros, até outras espécies de formigas que buscam abrigo ou até mesmo recurso. Por exemplo, ninhos de *D. quadriceps* (VASCONCELLOS et al. 2004), *E. opaciventre* (ANTONIALLI-JUNIOR; GIANNOTTI, 1997)*, E. brunneum* (LA POLLA et al., 2003) e *E. vizottoi* (VIEIRA et al., 2007) podem abrigar uma diversidade significativa de outros invertebrados como aranhas, cupins, pequenos moluscos e outras espécies de formigas menores. Estes inquilinos, em grande parte, não são predados ou expulsos pelas formigas hospedeiras, o que permite, dessa forma, sua sobrevivência nos ninhos. Nesses casos, os autores discutem que esses inquilinos são tolerados pelas formigas hospedeiras porque seu tamanho é relativamente pequeno, tornando-os inconspícuos ou por que são impalatáveis, como nos casos de alguns diplópodes e hemípteros.

Vasconcellos et al. (2004) observaram que ninhos de *D. quadriceps* podem ser ocupados por diferentes tipos de inquilinos em diferentes locais de sua estrutura. Os autores observaram desde aranhas, encontradas quase sempre em câmaras abrigando imaturos, diferentes espécies de cupins, sobretudo associados às câmaras de detritos, até pequenos moluscos encontrados em diferentes partes do ninho.

Casos de poneromorfas dividindo o mesmo espaço com outras espécies de formigas já foram descritos, por exemplo, em ninhos de *E. opaciventre* (ANTONIALLI-JUNIOR et al., 1997), nos quais podem ser encontradas espécies menores de formigas. Neste caso, as duas espécies compartilham estruturas do ninho. No entanto, não há nenhuma evidência que ocorra qualquer tipo de interação harmônica ou desarmônica entre elas.

Em alguns casos, os ninhos podem ser ocupados por outras espécies que se alimentam ou parasitam as formigas, como é o caso de vespas da família Eucharitidae que parasitam pupas de *Dinoponera lucida* Emery 1901 (BUYS et al., 2010).

6 Considerações finais

Ainda que a arquitetura de ninho seja uma expressão importante do comportamento das formigas e que sua estrutura estabeleça condições favoráveis para o desenvolvimento e proteção da colônia, poucos são os trabalhos encontrados na literatura que já investigaram este tema.

Contudo, é possível reconhecer um padrão geral no qual as formigas poneromorfas estruturam seus ninhos, tanto no solo como associados a plantas ou mesmo a outras estruturas. São normalmente pouco complexos, com raras exceções, apresentando um sistema simples de câmaras e galerias, pouco profundos e sem especialização das câmaras.

Algumas destas formigas, por outro lado, podem estabelecer a estratégia de fragmentar suas colônias em mais de um sítio de nidificação, dependendo das condições do ambiente, permitindo à colônia otimizar a exploração de recursos. Podem, ainda, abrigar uma variedade de outros animais, sobretudo, outros artrópodes, estabelecendo relações ecológicas importantes.

Portanto, é determinante conhecer como e por que as formigas elaboram estas estruturas para que se torne possível usar estas informações na compreensão da evolução do comportamento social neste grupo de insetos.

Referências

ANDERSON, C.; McSHEA, D. W. Intermediate-level parts in insect societies: adaptive structures that ants build away from the nest**. Insectes Sociaux**, v.48, p. 291-301, 2001.

ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; GIANNOTTI, E. Nest architecture and population dynamics of the Ponerinae ant *Ectatomma opaciventre* Roger (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Advanced Zoology** v. 18, p. 64–71, 1997.

ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; GIANNOTTI, E. Nest architecture and population dynamics of the Ponerinae ant *Ectatomma edentatum* (Hymenoptera, Formicidae). **Sociobiology**, v. 38, n. 3ª, p. 475-486, 2001.

BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute,** v.71, p. 1-103, 2003.

BRAUN, B.; PEETERS, C.; HÖLLDOBLER, B. The giant nest of the African stink ant *Paltothyreus tarsatus* (Formicidae, Ponerinae). **Biotropica**, v. 26, n.3, p. 308 – 311, 1994.

BROWN, W. L. JR. A supplement to the world revision of *Odontomachus* (Hymenoptera, Formicidae). **Psyche** v, 84, p. 281-285, 1978.

BROWN, W. L. JR. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction, subtribal characters. Genus *Odontomachus*. **Studia Entomologica**, v. 19, p. 167-171, 1976.

BROWN, W. L. JR. Contributions to a reclassification of the Formicidae. IV. Tribe Typhlomyrmecini (Hymenoptera). **Psyche**, v. 72, p. 65–78, 1965.

BUYS, S. C.; CASSARO, R.; SALOMON, D. Biological observations on *Kapala* Cameron 1884 (Hymenoptera Eucharitidae) in parasitic association with *Dinoponera lucida* Emery 1901 (Hymenoptera Formicidae) in Brazil. **Tropical Zoology**, v. 23, p. 29–34, 2010.

CAETANO, F. H.; JAFFÉ, K.; ZARA, F. J. **Formigas: Biología e Anatomia**. Araras S. P., Grafica e Editora Topázio, 131p. 2002.

CAMARGO, R. X.; OLIVEIRA, P. S. Natural History of the Neotropical Arboreal Ant, *Odontomachus hastatus*: Nest Sites, Foraging Schedule, and Diet. **Journal of Insect Science***,* v. 12 (48), p. 1-9, 2012.

COGNI, R.; OLIVEIRA, P. S. Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux**, v. 51, p. 123–130, 2004.

CROZIER, R. H.; PAMILO, P. **Evolution of social insect colonies: Sex allocation and kin selection**. Oxford University Press. 306p. 1996.

DANTAS DE ARAUJO, C. Z.; JAISSON, P. Modes de fondation des colonies chez la fourmi sans reine *Dinoponera quadriceps* Santschi (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). Actes Coll. **Insectes Sociaux**, v. 9, p. 79-88, 1994.

DEBOUT, G.; SCHATZ, B.; ELIAS, M.; MCKEY D. Polydomy in ants: what we know, what we think we know, and what remains to be done. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 90, p. 19–348, 2007.

DEJEAN, A.; FÉNERON, R. Predatory behaviour in the ponerine ant *Centromyrmex bequaerti*: a case of termitolesty. **Behavioural Processes**, v. 47, p. 125 – 133, 1999.

DELABIE J. H. C., MARIANO C. S. F., MENDES L. F., POMPOLO S. G. FRESNEAU D. Problemas apontados por estudos morfológicos no gênero *Pachycondyla* na região neotropical: o caso do complexo *apicalis*. pp 197–222. In: E. F. VILELA; I. A. SANTOS; J. H. SCHOEREDER; J. E. SERRÃO; L. A. O. CAMPOS; J. LINO-NETO (eds.) **Insetos Sociais: da Biologia à Aplicação**, UFV Ed. Viçosa, MG. 442p. 2008.

DELABIE, J. H. C. Inquilinismo simultâneo de duas espécies de *Centromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae) em cupinzeiros de *Syntermes* sp (Isoptera, Termitidae, Nasutermitinae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 39, p. 605-609, 1995.

DELABIE, J. H. C. The ant problems of cocoa farms in Brazil. p. 555–569. In: R. K. VANDER MEER; K. JAFFE; A. CEDEÑO (eds.) **Applied Myrmecology: A World Perspective**, Westview Press, Boulder, Colorado, USA, 741 p. 1990.

DENIS, D.; ORIVEL, J.; HORA, R. R.; CHAMERON, S.; FRESNEAU, D. First record of polydomy in a monogynous ponerine ant: a means to allow emigration between *Pachycondyla goeldii* nests. **Journal of Insect Behavior**, v. 19, p. 279 – 291, 2006.

DUNCAN, F. 1992 Foraging strategy of *Leptogenys nitida* (Hymenoptera: Formicidae). pp. 319-323. In: J, BILLEN. **Biology and Evolution of Social Insects**. Leuven University Press. 390p. 1992.

FERNANDES, I. O.; DE OLIVEIRA, M. L.; DELABIE, J. H. C. Description of two new species in the Neotropical *Pachyconydyla foetida* complex (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) and taxonomics notes on the genus. **Myrmecological News**, v. 19, p. 133-163, 2014.

FERNANDEZ, F. **Introducion a las Hormigas de la Region Neotropical**. Instituto de Investigacion de Recursos Biologicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colômbia. XXVI + 398 p. 2003.

FLETCHER, D. J. C. The glandular source and social functions of trail pheromones in two species of ants *Leptogenys*. **Journal of Entomology (A)**, v. 46, p. 27-37, 1971.

FOURCASSIÉ, V.; P. S. OLIVEIRA. Foraging ecology of the giant Amazonian ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae): activity schedule, diet and spatial foraging patterns. **Journal of Natural History**, v. 36, p. 2211-2227, 2002.

FREITAS, A. V. L. Nest relocation and prey specialization in the ant *Leptogenys propefalcigera* Roger (Formicidae: Ponerinae) in an urban area in southeastern Brazil. Insectes Sociaux. v. 42, p. 453-456, 1995.

HEINZE, J.; TRUNZER, B.; HÖLLDOBLER, B.; DELABIE, J. H. C. Reproductive skew and queen relatedness in an ant with primary polygyny. **Insectes Sociaux**, v. 48, p. 149–153, 2001.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Harvard University Press, Cambridge, UK, 732 p, 1990.

JAFFÉ, K. C. **El Mondo de las Hormigas**. Baruta, Equinoccio, 188p. 1993.

KOLMER, K.; HEINZE, J. Comparison between two species in the *Pachycondyla villosa* complex (Hymenoptera: Formicidae). **Entomologica Basiliensia**, v. 22, p. 219 – 222, 2000.

KUTTER, H. 1950. Über eine neue, extrem parasitische Ameise. 1. Mitteilung. Mitt. Schweiz. **Entomologia Generalis** v. 23, p, 81-94, 1950.

LACAU, S.; FRESNEAU, D.; DELABIE, J. H. C.; JAHYNY, B.; MONTREUIL, O.; VILLEMANT, C. Uma nova associação entre as larvas mirmecófilas de duas espécies de Lampyridae (Insecta: Coleoptera) e a formiga *Typhlomyrmex rogenhoferi* Mayr, 1862 (Formicidae, Ponerinae). In: **Anais do XV Encontro de Mirmecologia**, IAPAR, Londrina, Parana, p. 239–241. 2001.

LACAU, S.; VILLEMANT, C.; DELABIE, J. H. C. *Typhlomyrmex meire*, a remarkable new species endemic to Southern Bahia, Brazil (Formicidae: Ectatomminae). **Zootaxa**, v. 678, p. 1–23, 2004.

LA POLLA, D. M., ANTONIALLI-JUNIOR, W. F., GIANNOTTI, E. Arquitetura de ninhos da formiga Neotropical *Ectatomma brunneum* (Formicidae: Ponerinae). **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 5, n. 2, p. 177-188, 2003.

LASKIS, K. O.; TSCHINKEL, W. R. The seasonal natural history of the ant, *Dolichoderus mariae*, in northern Florida. 26pp. **Journal of Insect Science**, v. 9, n. 2, p. 2-26, 2008.

LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Behavior ecologyof the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (=Termitopone) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v.37, p.373-383. 1995.

LUEDERWALTDT, H. Observações biológicas sobre formigas brasileiras especialmente do estado de São Paulo. **Revista do Museu Paulista**, v.14, p.185-304, 1926.

MACKAY, W.; E. MACKAY. **The Systematics and Biology of the New World Ants of the Genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae)**. Edwin Mellen Press, xii + 642 p. 2010.

ORIVEL, J.; DEJEAN, A.; ERRARD, C. Active role of two Ponerinae ants in the elaboration on ant gardens. **Biotropica**, v.30, n. 3, p. 487-491.1998.

ORIVEL, J.; ERRARD, C.; DEJEAN, A. Ant gardens: Interspecific recognition in parabiotic ant species. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 40, p. 87 – 93, 1997.

PAIVA, R. V. S.; BRANDÃO, C. R. F. Nests, worker population, and reproductive status of workers, in the giant queenless ponerine ant *Dinoponera* Roger (Hymenoptera: Formicidae). **Ethology Ecology and Evolution**, v. 7, p. 297-312, 1995.

PEETERS, C. Morphologically 'primitive' ants; comparativere view of social characters,and the importance of queen-worker dimorphism. In, J. Choe; B. Crespi (eds.) **The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids**. Cambridge: Cambridge university press. p. 372-391. 1997.

PEETERS, C.; HÖLLDOBLER, B. Reproductive cooperation between queens and their mated workers: the complex live history of an ant with a valuable nest, **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America**, v. 92, p. 10977-10979, 1995.

PEETERS, C.; HÖLLDOBLER, B.; MOFFETT, M.; Ali, T. M. M. "Wall papering" and elaborated nest architecture in the ponerine ant *Harpegnathos saltator*. **Insectes Sociaux**, v. 41, n. 2, p. 211-218, 1994.

SÁNCHEZ-PIÑEIRO, F.; GÓMES, J.M. Use of ant-nest debris by darking bleethes and other arthropod species in an arid system in south Europe, **Journal of arid Environments**, v.31 p. 91-104, 1995.

SILVA-MELO, A.; GIANNOTTI, E. Nest architecture of *Pachycondyla striata* Fr. Smith, 1858 (Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux**, v. 57, p. 17-22, 2010.

STARR, C. K. The nest as the locus of social life, p. 520-539. In: K. G. ROSS; R. W. MATTHEWS (eds.). **The Social Biology of Wasps.** New York, Cornell University Press, XVIII+ 678p. 1991.

SUDD, J. H., FRANKS, N. R**. The Behavioural Ecology of Ants**. New York. Chapman and hool, p. 206, 1987.

THERAULAZ, G.; BONABEAU, E.; DENEUBOURG, J. L. The origin of nest complexity in social insects. **Complexity**, v. 3, p. 15–25, 1998.

TOFOLO, V. C., GIANNOTTI, E., NEVES, E. F., ANDRADE, L. H. C., LIMA, S. M., SÚAREZ, Y. R.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F. Polydomy in the ant *Ectatomma opaciventre*. **Journal of Insect Science**, v. 14, n. 21, p. 1-16, 2014.

VASCONCELLOS, A.; SANTANA, G.G.; SOUZA, A.K. Nest spacing and architecture and warming of males of *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae) in a remnant of the Atlantic Forest in Northeast Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 64, p. 357–362, 2004.

VIEIRA, A. S., ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; FERNANDES, W. D. Modelo arquitetônico de ninhos da formiga *Ectatomma vizottoi* Almeida (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia,** v. 51, n. 4, p. 489-493, 2007.

WHEELER, D. E. **Ants, their Structure, Development and Behavior**. Columbia University, p. 663, 1926.

WHEELER, G. C., WHEELER, J. The ant larvae of the subfamily Ponerinae. Part II. **The American Midland Naturalist Journal**, v. 48, n.3, p. 604-672, 1952.

WILSON, E.O. **The Insect Societies**. The Belknap Press Harvard University Press, p. 548, 1971.

WILSON, E. O.; HÖLLDOBLER, B. The rise of ants: A phylogenetic and ecological explanation. **Proceedings of the Natural Academy of Science USA**, v.102, p.7411-7414. 2005.

YOUNG, A.; HERMANN, H. R. Notes on foraging of the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Journal of Kansas Entomological Society**, v. 53, p. 35-55, 1980.

ZARA, F. J.; CAETANO, F. H. Ultramorphology and histology of the larval salivar gland of *Pachycondyla villosa* (Fabricius) (Hymenoptera: Formicidae, Ponerinae). **Neotropical Entomology**, v. 32, n.1, p. 59-68. 2003.

ZINCK, L.; HORA, R. R.; CHALINE, N.; JAISSON, P. Low intraspecific aggression level in the polydomous and facultative polygynous ant *Ectatomma tuberculatum*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 126, p. 211-216, 2008.

20

Fatores que determinam a ocorrência de formigas, em particular poneromorfas, no dossel de florestas tropicais

Wesley Duarte DaRocha, Jacques H. C. Delabie,
Frederico Siqueira Neves, Sérvio Pontes Ribeiro

Resumo

O dossel das florestas tropicais abriga grande parte da diversidade animal. Nesse, as formigas se destacam devido a sua biomassa e diversidade que são notavelmente elevadas na Região Neotropical. A biomassa desses organismos no dossel das florestas é superior a de vertebrados e pode representar entre 20 e 40% dos artrópodes. A mesma diversidade e grupos funcionais são encontrados nos sistemas agroflorestais. Além de interagir com numerosos organismos, plantas ou animais, do próprio dossel, as formigas da copa das árvores podem estar sob a influência das espécies que vivem no solo, principalmente em agro- ou ecossistemas com árvores baixas. Estudos comparativos sobre os ambientes da serapilheira e do dossel vêm buscando entender os padrões para os mecanismos que estruturam as assembleias de formigas arborícolas comparativamente às daquelas que habitam o solo. Em particular, as poneromorfas arborícolas foram até então negligenciadas em estudos de comunidades de formigas arbóreas, apesar de ser um grupo quase tão diverso nesse ambiente quanto na serapilheira. As espécies arborícolas desse grupo são, em sua maioria, de grande tamanho corpóreo e apresentam grande resistência à dessecação comparadas às espécies menores que vivem no mesmo habitat, que é caracterizado por elevadas temperaturas, elevada amplitude térmica e baixa umidade relativa. Seu comportamento, principalmente predador, e com colônias de relativamente poucos indivíduos, inclui forrageio solitário durante o qual uma área extensa pode ser visitada. Esses aspectos comportamentais, suas exigências nutricionais e sua morfologia fazem com que essas formigas sejam exigentes quanto aos lugares de nidificação e forrageio, com uma frequência elevada em dosséis que mantêm epífitas e cupinzeiros abandonados que, por sua vez, são extremamente favoráveis à instalação de suas colônias. Várias hipóteses para se estudar para sobre o gradiente de condições e de recursos entre dossel e serapilheira têm sido examinadas para explicar esses padrões. Este capítulo faz uma breve abordagem sobre os aspectos ecológicos estruturais abióticos e bióticos dos ambientes de dossel comparados à serapilheira, mostrando como os aspectos microclimáticos, estruturadores de habitat e as condições nutricionais são determinantes para a sobrevida de poneromorfas no dossel. As hipóteses apresentada aqui visam entender a estruturação da comunidade de formigas que vivem em ambientes de dossel e serapilheira, com consequências sobre a morfologia dos próprios insetos.

DAROCHA, Wesley Duarte; DELABIE, Jacques H. C.; NEVES, Frederico Siqueira; RIBEIRO, Sérvio Pontes. Fatores que determinam a ocorrência de formigas, em particular poneromorfas, no dossel de florestas tropicais. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 295-312.

Abstract

Factors determining the occurrence of ants, in particular poneromorphs, in the tropical forest canopy - The canopy of tropical forests houses much of animal diversity. Here, the ants stand out due to their high biomass and diversity, particularly so in the Neotropical Region. The biomass of these organisms in the forest canopy is higher than that of vertebrates and may represent between 20 - 40% of that of arthropods. Similar diversities and functional groups can be found in many Neotropical agroforestry systems. Besides interacting with numerous organisms, plants or animals, and the canopy itself, the ants from the treetops may be under the influence of species living in or on the ground, especially in agroecosystems or ecosystems with low trees. Comparative studies on litter and canopy environments are seeking to understand the mechanisms that structure the arboreal ant assemblages compared to those inhabiting the ground. In particular, arboreal poneromorphs have been neglected in most of the studies on tree ant assemblages, despite this being is a group that is almost as diverse in this environment as in the litter. The arboreal species from this group are mostly of large body size and have good resistance to desiccation compared to smaller species living in the same habitat, which is characterized by high temperatures, high thermal amplitudes and low relative humidity. Their behaviour is mostly predatory, and their colonies are of relatively few individuals, generally exhibiting solitary foraging during which a large area can be visited. These behavioral aspects, their nutritional requirements and their morphology tend to dictate the favourability of their nesting and foraging places. A high frequency of poneromorph nests is found in canopies with epiphytes and abandoned termite nests, as these are extremely favourable for the installation of their colonies. Several hypotheses aiming to study the gradient of conditions and resources between canopy and litter have been examined to explain these patterns. This chapter gives a brief review of the abiotic, structural and ecological aspects of the canopy habitats in comparison to that of the litter, indicating how microclimate, habitat structuring and nutritional conditions could be decisive for poneromorph survival in the canopy. The hypotheses presented here aim to help us to understand the structure of the ant community living in canopy and litter environments, and the consequences for the morphology of the insects themselves.

Introdução

A copa das árvores (o dossel) das florestas tropicais pode abrigar grande parte da diversidade de animais de uma floresta (ERWIN, 1982; NOVOTNY et al., 2002) dentre os animais presentes no dossel, as formigas se destacam devido a sua elevada diversidade e biomassa. A diversidade elevada das formigas arbóreas é notória na Região Neotropical (WILSON, 1987; TOBIN, 1995; YANOVIAK et al., 2011). A biomassa desses organismos no dossel de florestas tropicais é superior a de vertebrados (WILSON, 1987) e pode representar entre 20 e 40% da biomassa total dos artrópodes (TOBIN, 1995).

O termo dossel corresponde por definição à região superior de uma floresta, constituído pelo conjunto das copas de árvores, diferindo em termos de espécies, tamanho, arquitetura, fenologia (perenes, floração, etc.) e idade (HALLÉ; OLDEMAN; TOMLINSON, 1978; LAWTON, 1983; BELL; BELL; DINES, 1999), além de toda a estrutura associada a estas, como madeiras vivas e mortas, folhas, epífitas, lianas, solos suspensos e microclimas (NADKARNI, 1995; PAOLETTI et al., 1991; BASSET et al., 2003; YANOVIAK et al., 2011; YANOVIAK, 2015).

No dossel das florestas tropicais uma grande diversidade de espécies que compõem diferentes grupos funcionais (ver ANDERSEN, 1995; NEVES et al., 2013; BRANDÃO et al., 2012) da comunidade de formigas divide o espaço formado pelo dossel: o primeiro é constituído pelas formigas arborícolas *sensu stricto*, que dependem sobretudo da árvore hospedeira e dos recursos encontrados nela; o segundo corresponde às espécies que vivem

associadas às epífitas que retêm nas suas raízes matéria orgânica em decomposição, estruturando um substrato que constitui um verdadeiro solo, o "solo suspenso" (ver PAOLETTI et al., 1991; DELABIE, 2003; DaROCHA et al., 2015); o terceiro é formado pela fauna que vive nos "jardins de formigas" (YU, 1994; DELABIE; OSPINA; ZABALA, 2003; DEJEAN et al., 2007), considerado, às vezes, uma simples variante do caso anterior. De fato, cada um desses grupos funcionais é o produto da adaptação de um segmento distinto da mirmecofauna que influencia a comunidade local de formigas. Nesses segmentos, as formigas participam de vários níveis da cadeia trófica, como predadoras, detritívoras, herbívoras de forma direta, como as formigas cortadeiras, ou indireta através da utilização de exsudatos açucarados liberados por insetos herbívoros trofobiontes ou recursos presentes nas árvores como os nectários extra-florais (NEFs) (HUNT, 2003).

As assembleias de invertebrados e vertebrados que vivem sobre as árvores podem ser afetadas pelas características estruturais da planta hospedeira sob diferentes formas. Alguns estudos demonstram que o desenvolvimento da planta hospedeira afeta diretamente a distribuição dos insetos (VASCONCELOS; DAVIDSON, 2000; LAWRENCE; POTTS; WHITHAM, 2003; FONSECA; BENSON, 2003; DJIÉTO-LORDON, 2004; CAMPOS et al., 2006; CONCEIÇÃO et al., 2014). Assim, as mudanças que ocorrem nas copas das árvores quando essas atingem os estratos superiores da vegetação podem causar modificações nas condições do habitat afetando a fauna de insetos associados (BASSET; ABERLENC; DELVARE, 1992; CAMPOS et al., 2006; NEVES et al., 2013, 2014). No entanto, o efeito do aumento da disponibilidade de alimentos e abrigos específicos sobre a mirmecofauna em relação ao crescimento da planta ainda é pouco estudado, e o conhecimento correspondente é restrito a mirmecófitas (VASCONCELOS; DAVIDSON, 2000; CAMPOS et al., 2006; COSTA et al., 2012).

As associações formiga-planta já motivaram alguns dos estudos sobre possíveis mutualismos (BENSON, 1985; DAVIDSON; MACKEY, 1993; JOVILET, 1996). Embora o grau de dependência recíproca varie de uma associação à outra, em situações extremas, as formigas podem retirar toda sua alimentação da planta hospedeira na forma de néctar, rico em carboidrato, além de a mesma lhes oferecer locais de nidificação. As formigas, em troca, defendem as plantas contra herbívoros e fornecem nutrientes na forma de rejeitos orgânicos e fezes, ricos em ureia, além de as auxiliarem na dispersão de suas sementes. Em raríssimos casos, as formigas podem também atuar como polinizadoras (BEATTIE, 1985; FONSECA, 1994; TOBIN, 1995).

Estas associações entre formigas e plantas se tornam mais complexas em dosséis florestais do que em agrossistemas. Componentes sutis do habitat e que derivam da ontogênese da planta hospedeira aparentemente determinam a riqueza e abundância das espécies de formigas, conjuntamente com a presença de estruturas mirmecófilas e recursos alimentares (CAMPOS et al., 2006; DELABIE et al., 2010; FEITOSA et al., 2012; REIS et al., 2013; CONCEIÇÃO et al., 2014). Em contrapartida, as formigas, bem como outros invertebrados, transportam nutrientes e detritos para bifurcações de troncos, fustes e outros locais da copa. No entanto, o solo suspenso é formado, sobretudo, pela acumulação natural de detritos orgânicos oferecendo recursos para diversos organismos (ver PAOLETTI et al., 1988). Este transporte é responsável pelo estabelecimento de diversas espécies de epífitas ou por um mecanismo de enriquecimento de microhabitat quando já ocorrem epífitas associadas (PAOLETTI et al., 1988; DaROCHA et al., 2015).

Essa grande diversidade de espécies e os mesmos grupos funcionais são também encontrados nos sistemas agroflorestais (LESTON, 1978; MAJER; DELABIE; SMITH, 1994; DaROCHA et al., 2015). Esses sistemas possuem uma dinâmica baseada na prática de manejo dos recursos naturais, o que diversifica a produção e aumenta os benefícios sociais, econômicos e ambientais através da integração do uso e do manejo das árvores e outras plantas lenhosas nas atividades típicas de produção da fazenda e nas paisagens agrícolas (ICRAF 2000). Na Região Neotropical, encontramos como exemplos de sistemas agroflorestais os cacauais do sudeste da Bahia. Grandes extensões de terra abrigam predominantemente esses sistemas que mantêm parte das árvores remanescentes da mata nativa para sombreamento da lavoura cacaueira, conhecidos regionalmente como cabruca (DELABIE et al., 2007; CASSANO et al., 2009). As cabrucas têm um importante papel na conservação da biodiversidade regional e constituem ótimos habitats para estudar esses componentes que interagem de forma complexa e que participam na estruturação do mosaico de espécies de formigas presentes no dossel (LESTON, 1978; MAJER; DELABIE; SMITH, 1994; RIBEIRO et al., 2013). Com

alta diversidade nesses agrossistemas (PERFECTO et al., 1996; DELABIE et al., 2007), as formigas arborícolas são frequentemente predadores generalistas ou especializados, ou ainda simples espécies oportunistas que podem atuar como agentes de controle biológico na regulação das populações de fitófagos que se alimentam das plantas cultivadas, pela predação direta ou outros mecanismos (WAY; KHOO, 1992; ROBERTS; COOPER; PETIT, 2000).

Além das interações que ocorrem no dossel, a fauna de formigas associada à copa das árvores pode estar sob influência das formigas presentes no solo, principalmente em sistemas que apresentam árvores baixas (MARTINEZ, 2015). Estudos comparativos nos diferentes ambientes da serapilheira e do dossel vêm buscando entender os padrões que estruturam as assembleias de formigas arborícolas comparativamente às das que vivem no solo (BASSET et al., 2012). Várias hipóteses para estudar o gradiente de condições e recursos entre dossel e serapilheira têm sido examinadas para explicar esses padrões. A Tabela 20.I apresenta hipóteses consistentes para a estruturação da comunidade de formigas que vivem em ambientes de dossel e serapilheira, e isso inclui também consequências sobre a morfologia dos próprios insetos.

Dentre as formigas presentes no dossel de florestas tropicais ou agroecossistemas, ainda se conhece pouco a respeito da distribuição das espécies do grupo das poneromorfas e dos mecanismos determinantes dessa distribuição. A escassez de informações sobre essas formigas de comportamento principalmente predador (JIMÉNEZ et al., 2008) se deve sobretudo à dificuldade de acesso dos pesquisadores ao estrato dossel. Porém, estudos específicos para alguns gêneros arborícolas e das particularidades das formigas que utilizam os microhabitats bromelícolas presentes no dossel (DaROCHA et al., 2015) têm contribuído ao conhecimento da ecologia das poneromorfas arborícolas.

Assim, entender o papel potencial de alguns mecanismos, microclima, estrutura do habitat e disponibilidade de nutrientes sobre a distribuição da comunidade de formigas de dossel é essencial para predizer futuros padrões da diversidade nos dosséis tropicais, assim como de determinados grupos de formigas ainda pouco estudados, como, por exemplo, as poneromorfas.

Influência do microclima nas comunidades de formigas do dossel

O dossel das florestas tropicais apresenta condições microclimáticas drasticamente diferentes dos estratos inferiores, como a serapilheira. Na serapilheira existe uma relação entre microclima e biodiversidade, enquanto que, no dossel, essa relação difere em função dos táxons considerados. O microclima está correlacionado com a diversidade de formigas, e temperatura e precipitação representam frequentemente os dois mecanismos que melhor determinam a diversidade de formigas que vivem na serapilheira (KASPARI; WARD; YUAN, 2004; DUNN et al., 2009). Entretanto, o dossel florestal apresenta temperaturas mais elevadas e umidade relativa baixa, e segundo Hood e Tschinkel (1990), as formigas arborícolas são mais expostas às variações climáticas do que as formigas que forrageiam na serapilheira. Portanto, a comunidade de formigas associada às copas das arbóreas pode estar mais fortemente associada às variações de precipitação e temperatura do que a de formigas presentes na serapilheira (KASPARI et al., 2014).

Aspectos relacionados à desidratação foram levantados nos estudos de HOOD e TSCHINKEL (1990), que comparam a perda de água e resistência à dessecação entre as formigas arborícolas e as do deserto, sugerindo que o habitat arbóreo é ao menos tão estressante como o do deserto. Diante de panorama da dessecação, espécies maiores parecem apresentar uma maior resistência à desidratação e uma ampla tolerância térmica (WEISER et al., 2010; KASPARI et al., 2014). No ambiente de dossel é comum observar formigas de grande e médio portes forrageando e caminhando rapidamente sobre troncos e galhos em busca de alimento, mesmo

TABELA 20.I – Hipóteses testadas, não mutualmente exclusivas, para explicar os padrões observados nas assembleias de formigas em estudos comparativos entre os ambientes de dossel e serapilheira

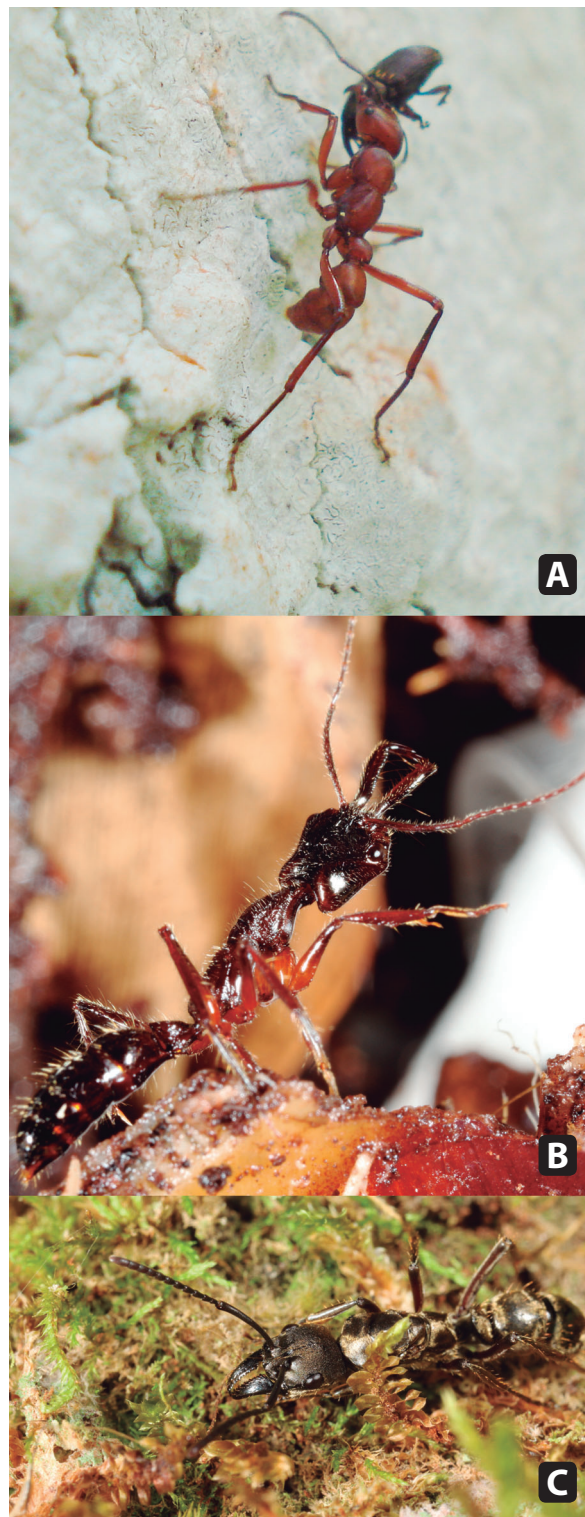
Hipóteses	Referências
1. Condições do clima	(WEISER et al., 2010; KASPARI et al., 2014)
2. Estrutura do habitat	(YANOVIAK; KASPARI, 2000; YANOVIAK et al., 2012)
3. Limitação por nutrientes	(KASPARI; YANOVIAK, 2001, 2009)

em períodos quentes, enquanto que, nos estratos inferiores, as espécies são em geral menores (KASPARI et al., 2014). Em diferentes estudos, a correlação entre morfologia das formigas (tamanho corporal) e as condições climáticas (por exemplo, temperatura) apontam para uma relação positiva, sendo que as formigas do dossel são em média quatro vezes maiores que as espécies presentes nos estratos inferiores (KASPARI et al., 2014).

Dentro da comunidade de formigas arbóreas, o complexo poneromorfas inclui espécies de maior tamanho corporal como, por exemplo, *Gnamptogenys concinna* (Fr. Smith, 1858) (Figura 20.1a), *Anochetus hohenbergiae* Feitosa; Delabie, 2012 (Figura 20.1b) e *Neoponera villosa* (Fabricius, 1804) (Figura 20.1c), que, segundo a literatura, são as mais bem adaptadas a viver nesse ambiente com elevada amplitude térmica. Por sua vez, o gradiente de umidade não tem efeito aparente sobre o tamanho corporal das formigas (ver KASPARI, 1993) e as formigas de maior tamanho corporal forrageiam indiferentemente da variação de umidade: elas são generalistas microclimáticas. Por sua vez, as espécies menores utilizam estruturas como túneis ou ocos de galhos como trilhas para manter a atividade de forrageio em microclimas secos.

Importância da estrutura do habitat nas comunidades de formigas arbóreas

Aspectos estruturais de um ambiente podem ser tratados como mecanismos determinantes de uma comunidade. Em particular, cada componente estrutural de um habitat, por exemplo, galhos, lianas e epífitas, são fundamentais para a estruturação da comunidade de formigas arbóreas (YANOVIAK et al., 2011, 2012; YANOVIAK, 2015), assim como os troncos caídos (DELABIE et al., 1997), folhas e espessura da serapilheira (KASPARI; WEISER, 1999) são para as formigas da serapilheira. Assim, os mecanismos estruturadores das assembleias de formigas do dossel são diferentes dos da serapilheira. A serapilheira em uma floresta tropical úmida é um ambiente onde os recursos são mais variáveis e bastante heterogêneos em micro escala. O substrato é extremamente acidentado em pequena escala ("rugoso"), formado pelo acúmulo de folhas, detritos vegetais, com numerosos obstáculos sendo favorável, sobretudo, às formigas pequenas que forrageiam e nidificam nesse mesmo habitat. Também é favorável àquelas espécies hipogeicas que nidificam

FIGURA 20.1 – Poneromorfas arborícolas: (a) - *Gnamptogenys concinna* transportando uma presa (Curculionidae) a 34 metros de altura na copa de uma gindiba (*Sloanea obtusifolia*, Elaeocarpaceae), Parque Estadual Serra do Conduru, Uruçuca, Bahia, março de 2009; (b) – operária de *Anochetus hohenbergiae* observada na base de uma bromélia epífita (gênero *Hohenbergia*, Bromeliaceae), dossel de uma árvore de sombreamento do agrossistema cacaueiro ("cabrucas"), Una-Bahia, outubro de 2014; e (c) - *Neoponera villosa*, fêmea forrageando na copa de um cacaueiro (*Theobroma cacao*, Sterculiaceae), Una-Bahia, fevereiro de 2015 (Fotos: Wesley DaRocha).

e buscam recursos no subsolo, por exemplo, ou aquelas que forrageiam em galerias abertas por outros organismos e que muitas vezes são cegas ou com poucos recursos visuais (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

Já o dossel de uma floresta tropical úmida é um ambiente que apresenta recursos menos variáveis. Sua constância resulta em previsibilidade espacial; no entanto, os recursos podem ser sazonais como, por exemplo, nas florestas tropicais estacionais. Assim, são animais de grande porte que vivem no dossel e que usam a visão para forragear pelos troncos e galhos (HÖLLDOBLER, 1980). O substrato arbóreo formado pelos troncos, galhos, ramos e até mesmo epífitas pode ser considerado "linear" comparado ao substrato serapilheira, bem mais "tridimensional" comparativamente, o que permite a formação de trilhas lineares ou até a eliminação de trilhas quando as espécies fazem uso da visão (ver HÖLLDOBLER, 1980) (Figura 20.2). Várias operárias de espécies de formigas neotropicais arbóreas apresentam adaptações morfológicas que lhes permite o deslocamento vertical através de planagem na direção do tronco da árvore hospedeira após uma queda ou quando fugindo de algum predador (YANOVIAK; FISHER; ALONSO, 2008; YANOVIAK; DUDLEY; KASPARI, 2005).

Características morfológicas e estruturais da vegetação, tais como diâmetro do galho, rugosidade da casca e tamanho da árvore, são de grande importância para determinar a distribuição local e o uso dos recursos por diversas espécies de formigas arbóreas. Isso se dá em função de seus atributos morfológicos, tais como tamanho corporal, ou ainda em função das suas necessidades de nidificação, tais como ninhos instalados em galhos ocos ou construídos com matéria orgânica e encostados a um galho (DELABIE et al., 1991). Segundo Yanoviak et al. (2012), formigas de tamanhos distintos visitam tanto galhos rugosos ou lisos, visto que formigas pequenas podem se deslocar pelos sulcos dos galhos rugosos enquanto que as formigas maiores caminham sobre eles. Portanto, a natureza da casca dos galhos não pode ser considerada um filtro limitante em relação ao tamanho corporal. No entanto, Yanoviak et al. (2012) observaram que, por sua vez, o diâmetro dos galhos funciona como um filtro que limita o tamanho corporal das formigas que ali transitam, mas apenas para formigas maiores. Essas considerações permitem inferir que diversas poneromorfas arborícolas, tais como *Paraponera clavata* (Fabricius, 1775) (Figura 20.3) ou *N. villosa*, juntamente com outras formigas não poneromorfas de grande tamanho corporal, por exemplo, *Camponotus cacicus* Emery, 1903 ou *Cephalotes atratus* (Linnaeus, 1758), utilizam sistematicamente galhos e lianas acima de certo tamanho para se deslocar entre estratos do sub-bosque e do dossel para acessar os recursos.

No dossel estruturas como galhos e lianas são fatores facilitadores para o forrageio de formigas maiores, em especial as poneromorfas. Essas estruturas servem de pontes de acesso para a exploração de numerosos recursos, tais como nectários extraflorais (NEFs), "honeydew", ou mesmo alcançar presas. Esses elementos estruturais do dossel, como lianas, galhos, epífitas, frutos e mesmo as folhas, conferem uma maior complexidade ao habitat e têm efeito sobre as áreas de ocupação

FIGURA 20.2 – Visão da estrutura da serapilheira (a) formada pela deposição de folhas e gravetos sobre a superfície do solo de uma agrofloresta, e vista em perspectiva da copa de uma árvore de uma agrofloresta a partir de sua base (Fotos: Wesley DaRocha (a) e Jacques Delabie (b)).

FIGURA 20.3 – *Paraponera clavata* (conhecida regionalmente como "tocandira", ou em inglês como "Bullet Ant") registrada sobre ramos da vegetação arbórea no bioma cerrado, Mato Grosso do Sul, transportando uma aranha (Foto: Paulo Robson de Souza).

das espécies dominantes e a organização da comunidade de formigas em geral. Entretanto, como os acessos podem ser restritos como descrito acima, há poucas alternativas de uso do dossel como caminho para grandes espécies. Esta limitação resulta em uma menor disponibilidade de recursos e uma maior probabilidade de encontros entre espécies, e assim aumenta a probabilidade de ocorrer interações agonísticas no dossel onde formigas maiores seriam favorecidas diante de uma hipotética competição (YANOVIAK; KASPARI, 2000; ESPÍRITO-SANTO et al., 2012).

No dossel, as lianas têm uma importância especial como elementos que aumentam a heterogeneidade e diversidade e atuam como estruturas físicas que favorecem o acesso aos recursos para diversos animais, através do estabelecimento de conexões entre copas de árvores (DIAL et al., 2006; YANOVIAK; SCHNITZER, 2013; YANOVIAK, 2015), possibilitando o acesso aos nectários, presas e locais de nidificação (YANOVIAK; SCHNITZER, 2013). As conexões físicas entre copas de árvores vizinhas, proporcionadas por lianas, permitem a transposição dos espaços, às vezes estreitos, que existem entre as copas das árvores e que são conhecidos como "timidez de dossel" (ver NG, 1977; PUTZ et al., 1984). Além disso, lianas facilitam a conexão do dossel com os estratos inferiores como o sub-bosque e até mesmo a serapilheira. Estudos experimentais de remoção das lianas (YANOVIAK, 2015) demonstram que a ausência destas tem efeito negativo sobre a riqueza de espécies (com uma redução de 22% da riqueza média de formigas), comparativamente às áreas experimentais controle, sem remoção das lianas. Foi atribuído às Ponerinae que ocupam as árvores o papel de reguladoras da mudança na estrutura da assembleia após a remoção das lianas, principalmente através da redução da conexão física entre árvores. Esses predadores mais ou menos especializados utilizam essas conexões entre as copas, e suas distribuições locais e áreas de forrageio passam a ser dependentes dos acessos a áreas mais amplas que esses corredores entre árvores permitem alcançar.

Além das lianas, epífitas são particularmente frequentes no dossel das florestas tropicais (KITCHING et al., 1997; STUNTZ et al., 2002; YANOVIAK et al., 2004) e inúmeros estudos destacam a importância dessas plantas para a estruturação das comunidades de formigas arbóreas (DEJEAN; OLMSTEAD; SNELLING, 1995; YANOVIAK et al., 2003; DAVIDSON et al., 2003; YANOVIAK et al., 2006; YANOVIAK et al., 2011; DaROCHA et al., 2015), assim como para a formação de um dos principais microhabitats dos dosséis florestais tropicais. As epífitas apresentam-se como recursos oferecidos para nidificação de formigas arborícolas dependentes dos abrigos e dos recursos nutricionais que podem fornecer e, com

isso, contribuem para a manutenção de uma riqueza elevada de formigas nas florestas neotropicais (YANOVIAK et al., 2011; DaROCHA et al., 2015).

Segundo DaROCHA (2010) e DaROCHA et al. (2015), estudos realizados no dossel da floresta tropical úmida apontam que a assembleia de formigas poneromorfas corresponde a uma parcela importante da comunidade de formigas arbóreas, representando de 20% a 30% de todas as formigas presentes nas bromeliáceas epífitas. Em DaROCHA et al. (2015), as poneromorfas amostradas em uma única copa de árvore representam 21,3% das espécies coletadas e 33% dos gêneros (Tabela 20.II). Em um estudo comparativo realizado em sistemas agroflorestais cacaueiros e Mata Atlântica (DaROCHA, 2010) foi observada a seguinte representatividade para as espécies e gêneros de poneromorfas: 40%-34,8% (Agrofloresta com dossel entre 20 e 25m de altura), 21%-28% (Agrofloresta com dossel superior a 25m), 14,3%-21,7% (Agrofloresta de sombreamento monoespecífica com cerca 20 e 25m de altura) e 31%-35,3% (Floresta secundária madura, dossel com cerca 25-30m de altura) (Tabela 20.II). Com exceção de duas espécies de *Prionopelta*, as demais espécies são todas de grande tamanho corporal. Ressalta-se a importância das bromélias entre as epífitas devido ao seu tamanho que facilita a nidificação de grandes espécies de poneromorfas (por exemplo, *N. villosa* e *A. hohenbergiae*). Essas espécies possuem colônias com relativamente poucos indivíduos (entre 50-500 operárias), porém de grande tamanho corporal quando comparadas às grandes colônias de formigas não poneromorfas com pequenos e numerosos indivíduos dos gêneros *Azteca* (subfamília Dolichoderinae) ou *Crematogaster* (Myrmicinae), às vezes com mais de um milhão de operárias.

Essas relações entre plantas e formigas são diversas, influenciando umas às outras direta ou indiretamente. Algumas plantas podem apresentar estruturas capazes de abrigar colônias de formigas. Estruturas importantes disponíveis para formigas nidificarem, tais como as domácias que existem em plantas de diversas famílias, promovem as interações mutualísticas ou mesmo neutras entre formigas e plantas (ROSUMEK et al., 2009). Um caso clássico de *domácia primária* na Região Neotropical (BENSON, 1984) é o das umbaúbas (ou embaúbas), árvores do gênero *Cecropia* spp., e de sua associação mutualística com formigas Dolichoderinae do gênero *Azteca* (JOLIVET, 1986; HARADA; BENSON, 1988; DAVIDSON; FISHER, 1991). As formigas ocupam cavidades naturais do tronco das umbaúbas após ter perfurado orifícios em determinadas áreas mais finas das paredes internas e do tronco da planta. *Neoponera insignis* (MACKAY; MACKAY, 2010), na Costa Rica, e *Neoponera luteola* (Roger, 1861), no Peru, são exemplos de Ponerinae especializadas em nidificar em troncos de *Cecropia* (DAVIDSON; FISHER, 1991; MACKAY; MACKAY, 2010). Na América Central, diversas espécies de *Pseudomyrmex* constroem seus ninhos em cavidades pré-existentes nos espinhos de várias espécies de leguminosas do gênero *Acacia* (WARD, 1991, 1993). Diferentes tipos de domácias primárias podem existir em raízes, bulbos, tubérculos, como nas pteridófitas do gênero *Solenopteris,* ou espinhos, como nas *Acacia* da América Central. Em muitos casos, as domácias são cobertas por numerosos pêlos compridos, chamados *tricômios*, destinados, segundo certas interpretações, a limitar o acesso à domácia para formigas acima de certo padrão de tamanho (DAVIDSON; MCKEY, 1993). A coevolução com as plantas, traduzida pela formação de domácias por estas, parece ter ocorrido no gênero *Pseudomyrmex* pelo menos 12 vezes de forma independente (plantas dos gêneros *Acacia*, *Tachigali* e *Triplaris*), enquanto ocorreu pelo menos duas vezes no gênero *Azteca* (LONGINO, 1991; WARD, 1991; DAVIDSON; MCKEY, 1993a; THOMPSON, 1994). Esse fenômeno é conhecido como *coevolução difusa* (WARD, 1991), gerando mudanças evolutivas recíprocas entre os grupos de espécies. Portanto, as plantas implicadas exercitam pressão seletiva sobre as formigas que as habitam e vice-versa. Como exemplo de *domácias secundárias* (BENSON, 1984), pode ser citada a formação de uma bolsa, ou dobra laminar, na base das folhas ou nas suas laterais, como em algumas Melastomotaceae (SOLANO et al., 2003). Outras estruturas particulares da planta podem, secundariamente, oferecer abrigos para populações de formigas, como as vagens de algumas leguminosas ou formas de galhas, mas não podem ser consideradas como verdadeiras domácias. Em geral, as poneromorfas encontradas em domácias de plantas da Região Neotropical podem ser consideradas como ocupantes secundárias.

Recursos alimentares determinando as comunidades de formigas no dossel

Os recursos alimentares são vistos como importantes mecanismos reguladores da diversidade

Tabela 20.II - Formicidae coletados em Bromeliaceae ocorrendo em uma única copa de árvore (*Erythrina fusca*) e em árvores de quatro sítios de coleta, RBU - Reserva Biológica de Una; CM - Fazenda Ararauna, Una; Fazenda Bonfim, Ilhéus; CABRUCA - Fazenda Vera Cruz, Una; Fazenda Santa Rita, Ilhéus; DT – Derruba total, Centro de Pesquisa do Cacau, Ilhéus, Bahia.

SUBFAMÍLIA	Sítios de coleta				
Espécies	*Erythrina*	RBU	CM	CABRUCA	DT
DOLICHODERINAE					
Azteca chartifex (Emery 1896)			X	X	
Azteca instabilis (F. Smith, 1862)	X				
Azteca sp.2			X	X	X
Dolichoderus attelaboides (Fabricius, 1775)					X
Dolichoderus bidens (Linnaeus, 1758)					X
Dolichoderus lutosus (Smith F., 1858)			X	X	
Dolichoderus voraginosus (MacKay, 1993)			X		
Linepithema anathema Wild, 2007	X	X	X	X	
Linepithema humile (Mayr, 1868)	X				
Tapinoma sp.1			X	X	
FORMICINAE					
Camponotus (Myrmobrachys) sp.12			X	X	X
Camponotus (Myrmobrachys) sp.7				X	X
Camponotus (Pseudocolobopsis) sp.1					X
Camponotus (Tanaemyrmex) sp.1				X	
Camponotus atriceps (Smith F., 1858)			X	X	
Camponotus balzani Emery, 1894	X		X	X	X
Camponotus cingulatus (Mayr, 1862)		X		X	X
Camponotus claviscapus Forel, 1899	X				
Camponotus crassus Mayr, 1862	X		X	X	X
Camponotus egregius (Smith F., 1858)		X			
Camponotus fastigatus (Roger, 1863)		X	X	X	X
Camponotus rectangularis (Emery, 1890)		X			
Camponotus sexguttatus (Fabricius, 1793)	X			X	X
Camponotus sp.11			X		
Camponotus trapezoideus (Mayr, 1870)			X	X	X
Nylanderia fulva (Mayr, 1862)	X	X	X	X	X
Nylanderia sp.1	X		X	X	X
Nylanderia sp.3		X	X	X	X
MYRMICINAE					
Apterostigma sp.1		X		X	X
Apterostigma sp.2				X	
Cephalotes atratus (Linnaeus, 1758)	X	X	X	X	X
Cephalotes goeldii (Forel, 1912)	X				
Cephalotes minutus (Fabricius, 1804)			X		X
Cephalotes pavonii (Latreille, 1809)				X	
Cephalotes pusillus (Klug, 1824)	X				
Cephalotes sp.2				X	X
Cephalotes umbraculatus (Fabricius, 1804)	X		X		X
Crematogaster acuta (Fabricius, 1804)	X		X	X	X
Crematogaster curvispinosa (Mayr, 1862)			X		
Crematogaster erecta Mayr, 1866	X		X	X	X
Crematogaster longispina (Emery, 1890)			X	X	X

SUBFAMÍLIA	Sítios de coleta				
Espécies	*Erythrina*	RBU	CM	CABRUCA	DT
Crematogaster nigropilosa Mayr, 1870	X	X	X	X	
Cyphomyrmex gp. *rimosus*		X	X	X	X
Cyphomyrmex gp. *strigatus*				X	
Cyphomyrmex transversus Emery, 1894	X				
Eurhopalothrix sp.1(nova)	X				
Eurhopalothrix sp.2		X	X	X	X
Lachnomyrmex victori (Feitosa; Brandão, 2008)					X
Monomorium floricula (Jerdon, 1852)				X	
Nesomyrmex tristani (Emery, 1896)	X		X		X
Pheidole asperithorax Emery, 1894	X				
Pheidole gp. Flavens sp.2	X				
Pheidole gp. Flavens sp.3	X				
Pheidole prox. *cardinalis*	X				
Pheidole sp.1				X	X
Pheidole sp.2			X	X	
Pheidole sp.3			X		
Pheidole sp.4			X		X
Pheidole sp.5		X		X	
Pheidole sp.6					X
Pheidole sp.7			X		
Pheidole sp.8			X		
Pheidole sp.9		X	X		
Pheidole sp.10		X	X	X	X
Pheidole sp.11		X	X	X	X
Pheidole sp.12			X	X	X
Pheidole sp.13			X		
Procryptocerus convergens (Mayr, 1887)					X
Procryptocerus hylaeus (Kempf, 1951)	X			X	
Procryptocerus spiniperdus Forel, 1899	X				
Rogeria besucheti (Kugler, 1994)			X	X	X
Rogeria foreli Emery, 1894	X				
Rogeria sp.2				X	
Sericomyrmex sp.1			X	X	
Solenopsis sp.1	X		X	X	X
Solenopsis sp.2	X	X	X	X	X
Solenopsis sp.3	X	X		X	X
Strumigenys dolichognata (Weber, 1934)	X				X
Strumigenys elongata (Roger, 1863)	X			X	
Strumigenys smithii Forel, 1886	X	X	X		X
Strumigenys sp.1					X
Strumigenys sp.2				X	
Wasmannia sp.1			X	X	X
Xenomyrmex sp.1					X
PSEUDOMYRMECINAE					
Pseudomyrmex elongatus (Mayr, 1870)					X
Pseudomyrmex gp. Pallidus sp.1	X				

SUBFAMÍLIA Espécies	Sítios de coleta				
	Erythrina	RBU	CM	CABRUCA	DT
Pseudomyrmex gp. Oculatus sp.1			X		X
Pseudomyrmex gp. Sericeus					X
Pseudomyrmex gracilis (Fabricius,1804)	X			X	X
Pseudomyrmex oculatus (Smith F., 1855)		X	X	X	
Pseudomyrmex schuppi (Forel, 1901)			X		
Pseudomyrmex tenuis (Fabricius, 1804)	X				X
Pseudomyrmex tenuissimus (Emery, 1906)				X	
Pseudomyrmex termitarius (F. Smith, 1855)	X				
****PONEROMORFAS**					
AMBLYOPONINAE					
Prionopelta punctulata Forel, 1909					X
Prionopelta sp.2			X		
ECTATOMMINAE					
Ectatomma tuberculatum (Olivier 1792)		X	X	X	
Gnamptogenys haenschi (Emery, 1902)		X			
Gnamptogenys moelleri Forel, 1912	X			X	
PONERINAE					
Anochetus hohenbergiae Feitosa; Delabie, 2012	X		X		
Hypoponera opacior (Forel, 1893)	X				
Hypoponera sp.1	X	X			
Hypoponera sp.2			X	X	
Hypoponera sp.3			X		
Hypoponera sp.4		X			
Hypoponera sp.5		X	X	X	X
Hypoponera sp.6			X		
Leptogenys arcuata (Roger, 1861)			X		
Neoponera apicalis (Latreille, 1802)			X		X
Neoponera gp. Foetida sp.8			X	X	
Neoponera inversa (Smith F., 1858)	X	X	X	X	
Neoponera moesta (Mayr, 1870)	X				
Neoponera unidentata (Mayr, 1862)					X
Neoponera venusta (Forel, 1912)		X			X
Neoponera villosa (Fabricius, 1804)	X		X	X	X
Odontomachus haematodus (Linnaeus, 1758)	X	X	X	X	X
Pachycondyla gp. Harpax sp.1		X		X	
Pachycondyla gp. Harpax sp.2			X	X	X
Pachycondyla harpax (Fabricius, 1804)	X				
Platythyrea pilosula (Smith F., 1858)				X	
Platythyrea sinuata (Roger, 1860)	X				
Pseudoponera gilberti (Kempf, 1960)			X		
Total de espécies poneromorfas	**10 (21,3%)**	**9 (31%)**	**15 (39,5%)**	**11 (21%)**	**8 (14,3%)**
Total gêneros poneromorfas	**7 (33%)**	**6 (35,3%)**	**9 (37,5%)**	**7 (28%)**	**5 (21,7%)**
Total de espécies	**47**	**29**	**38**	**52**	**56**
Total de gêneros	**21**	**17**	**24**	**25**	**23**

presente nos gradientes de dossel a serapilheira (OKSANEN et al., 1981; KASPARI, YANOVIAK, 2001). Segundo Kaspari e Yanoviak (2001), as comunidades de formigas arbóreas apresentam uma maior carência de recursos ricos em proteínas, por isso apresentam preferência por iscas proteicas se forem ofertadas simultaneamente com carboidratos. Já as formigas de serapilheira utilizam igualmente as fontes de recursos ricos em proteínas e açúcares. Essa preferência se deve ao tipo de recurso encontrado em cada habitat. No dossel existe uma disponibilidade de recursos ricos em carboidratos, como nectários extra-florais e insetos trofobiontes, e recursos nitrogenados são ativamente procurados tais como fezes de aves, porque são ricos em ureia. Já na serapilheira, as formigas encontram em seu habitat tanto recursos ricos em proteínas, tais como carcaças de animais, quanto recursos ricos em carboidratos, tais como frutos caídos no solo.

Assim, a produtividade primária elevada encontrada no dossel por ser uma região de intenso crescimento da vegetação resulta em elementos altamente favoráveis para a sobrevivência e estabelecimento de formigas. Seja por espécies de grande tamanho corporal ou espécies pequenas com enormes colônias (como as *Azteca* da subfamília Dolichoderinae), o dossel oferece condições térmicas, recursos alimentares ricos em carboidratos e presas em abundância para sustentar espécies dominantes e manipuladoras de territórios amplos (BLÜTHGEN; STORK, 2007; RIBEIRO et al., 2013).

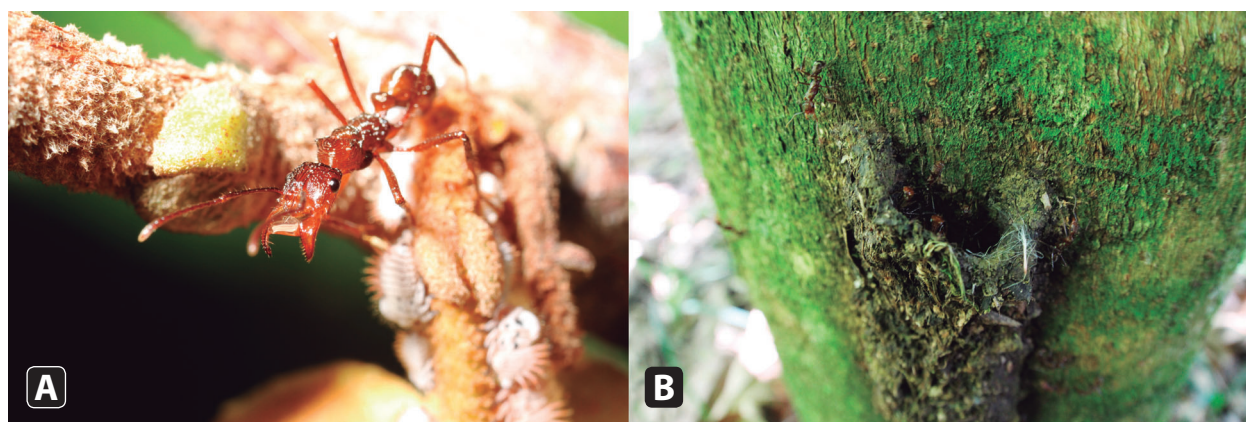
Algumas das fontes de alimentos presentes na copa das árvores são:

<u>*Nectários extraflorais*</u>

Os nectários extraflorais (NEF's) estão entre os principais recursos estruturadores da comunidade de organismos nos estudos de interação inseto-planta. O néctar é uma solução aquosa rica em mono- e dissacarídeos concentrados com funções nutritivas e é secretado por algumas plantas (HEIL, 2015); esse termo designa também as excreções açucaradas de alguns insetos (DELABIE, 2001). As fontes de carboidratos ofertadas pelas plantas com NEF's e por esses insetos são recursos alimentares importantíssimos e previsíveis para as comunidades de formigas arbóreas. Isso vale para as poneromorfas que apenas forrageiam nesse ambiente, por exemplo, a Ectatomminae *Ectatomma tuberculatum* (Olivier, 1792) (Figura 20.4a), bem como para as que habitam o dossel, por exemplo, *N. villosa*. *Ectatomma tuberculatum* tem seu local de nidificação no solo e a entrada para o ninho é um "túnel" construído na base do tronco de uma árvore, com cerca de 20cm (Figura 20.4b). Porém, apesar de nidificar no solo abaixo da serapilheira, a formiga é encontrada forrageando na copa de árvores de diferentes alturas, seja na vegetação arbustiva ou no estrato superior de dossel onde, com frequência, fica "à espreita" de pequenos artrópodes (DELABIE, 1990; DaROCHA et al., 2015). No dossel superior tropical úmido ela pode ser encontrada forrageando em epífitas da família Bromeliaceae (DaROCHA et al., 2015).

<u>*Insetos trofobiontes*</u>

O forrageio na busca por recursos ricos em carboidratos por algumas espécies de formigas

FIGURA 20.4 – (a) - *Ectatomma tuberculatum* patrulhando Membracidae, ocorrendo na copa de um cacaueiro (*Theobroma cacao*), (b) estrutura em chaminé encostada no tronco construída por *E. tuberculatum* para acessar o formigueiro localizado no solo, Una-Bahia, fevereiro de 2015 (Foto: Wesley DaRocha).

também se dá na visitação a insetos produtores de exsudatos com os quais as formigas mantêm interações mutualísticas. As mais estudadas são as relações entre Formicidae-Hemiptera, conhecidas como trofobioses (DELABIE, 2001). Os excretas dos hemípteros de numerosas famílias das subordens Sternorrhyncha e Auchenorrhyncha são conhecidos como *"honeydew"*, e são importantes fontes de nitrogênio para as formigas (ver capítulo 24). A trofobiose ocorre em diferentes subfamílias de Formicidae, sendo de grande importância para as formigas arbóreas territorialmente-dominantes, que constituem o mosaico de formigas arbóreas (DEJEAN et al., 2007). Essas relações podem ser observadas nas subfamílias Myrmicinae, Formicinae e Dolichoderinae em que as espécies predominantemente consomem alimentos líquidos. Algumas poneromorfas também procuram esse tipo de recurso, tais como *E. tuberculatum* (Figura 20.4a) (DELABIE, 1990; HORA et al., 2005) e muitas Ponerinae do gênero *Neoponera*. Entretanto, essas poneromorfas permanecem predominantemente predadoras.

Assim como para os hemípteros mirmecófilos, esse tipo de interação também é conhecido entre Formicidae e larvas de Lepidoptera. Porém, apesar do antagonismo (ex. predação, agressão) ser grande parte da interação existente entre formigas e larvas de lepidópteros (SALAZAR; WHITMAN, 2001; ANDO; OHGUSHI, 2008), para as borboletas da Região Neotropical, a mirmecofilia é amplamente presente em apenas duas famílias (Lycaenidae e Riodinidae) (PIERCE et al., 2002; KAMINSKI et al., 2009). As secreções das larvas dessas famílias também são fontes energéticas atrativas para algumas espécies de formigas, por exemplo, a africana *Oecophylla longinoda* (Latreille, 1802). Isso faz com que algumas espécies de formigas levem as larvas de lepidópteros para dentro da colônia onde lhes são ofertados alimentos e proteção contra potenciais predadores e parasitas (DEJEAN; BEUGNON, 1996) em troca dessas secreções. Portanto, os NEF's e a presença destes organismos (Hemiptera e larvas de Lepidoptera) promovem a visitação das formigas sobre a vegetação. Isso, indiretamente, traz um benefício de defesa para a planta hospedeira. A manutenção dessas relações se facultativas ou obrigatórias é altamente benéfica para as larvas mirmecófilas (DeVRIES, 1991; KAMINSKI, 2008). Nestas simbioses, ambos, Hemiptera e Lepidoptera, obtêm proteção das espécies de formigas com que se relacionam contra potenciais predadores e parasitoides. Desta maneira, as interações formigas-hemípteros e formiga-lepidópteros presentes nos dosséis florestais são carreadoras do zoneamento da comunidade de formigas, isto é, mosaico.

Predação

Um aspecto ainda negligenciado quanto aos recursos de dossel são as presas, normalmente herbívoros ou outros organismos visitantes foliares. Embora toda a literatura apresente a formiga como um mutualista da planta por expulsar potenciais herbívoros (ROSUMEK et al, 2009), quase nada foi feito para entender o quanto os insetos encontrados são utilizados como recurso alimentar para as formigas territoriais. Lourenço et al. (2015) demonstraram que a riqueza e abundância de herbívoros onde há espécies de formigas territoriais é menor do que onde não ocorrem essas formigas. Neste estudo, a elevada frequência de locais vazios de diversidade de insetos no dossel foi claramente associada à presença de espécies dominantes, assim como estes locais foram inversamente relacionados com a diversidade de espécies de formigas não predadoras e não territoriais (RIBEIRO et al., 2013). Segundo Gonçalves et al. (2005) e Campos et al. (2006a,b), existe um padrão inversamente proporcional de formigas e presas potencias, inclusive térmitas, no dossel de uma área de Mata Atlântica. Entretanto, pouco foi feito de fato para entender a pressão de predação exercitada pelas formigas sobre a diversidade de artrópodes de dossel, além da descrição dos padrões de distribuição.

Mosaico: as comunidades de formigas arbóreas estruturam-se através das interações entre formigas territorialmente dominantes

Numerosos estudos foram feitos sobre a estrutura das assembleias de formigas arborícolas, em particular em cacauais da África e da Região Neotropical e mais recentemente em áreas de florestas (LESTON, 1973; MAJER et al., 1994; RIBEIRO et al., 2013; CONCEIÇÃO et al., 2014) evidenciando que diversas espécies de formigas arborícolas formam o que foi batizado de mosaico de espécies dominantes. Nesses mosaicos, espécies dominantes, tais como a poneromorfa *E. tuberculatum,* mantêm o controle permanente sobre um amplo território (no caso, amplas extensões de plantações) através de estratégias de nidifi-

cação, de uso de recursos e de reprodução, próprias a cada espécie que compõe o mosaico (MAJER et al., 1994; HORA et al., 2005). A possibilidade de estabelecimento de mosaicos de territórios de espécies dominantes pressupõe a ocorrência de recursos alimentares previsíveis altamente energéticos que motiva o forrageio contínuo ao longo do ano e a perenização da nidificação dessas formigas (BLÜTHGEN; STORK 2007; RIBEIRO et al., 2013). Além disso, o estabelecimento de mosaicos afeta a estrutura e riqueza da mirmecofauna encontrada na copa das árvores jovens ou velhas (MAJER et al., 1994; CAMPOS et al., 2006; CONCEIÇÃO et al., 2014).

Agradecimentos

Wesley DaRocha reconhece sua modalidade de bolsa do CNPq (processo 141751/2012-6). Jacques HC Delabie, Frederico S Neves e Sérvio P Ribeiro reconhecem suas modalidades de bolsas de pesquisa do CNPq e apoio FAPESB - FAPEMIG.

Referências

BASSET, Y.; NOVOTNY, V.; MILLER, S. E.; KITCHING, R. L. **Arthropods of Tropical Forests - Spatio-Temporal Dynamics and Resource use in the Canopy**. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 2003.

BASSET, Y.; ABERLENC, H. P.; DELVARE, G. Abundance and stratification of foliage arthropods in lowland rain forest of Cameroon. **Ecological Entomology**, v. 17, p. 310–318, 1992.

BELL, A. D.; BELL, A.; DINES, T. D. Branch construction and bud defence status at the canopy surface of a West African rainforest. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 26, p. 481–499, 1999.

BENSON, W. W. Amazon ant-plants. In: PRANCE, G. T.; LOVEJOY, T. E. (Eds.). **Key Environments - Amazonia**. Oxford, UK: Pergamon Press, 1985. p. 239–266.

BLONDEL, J. (Ed.). Biogéographie, A**pproche Écologique et Évolutive**. Paris: Masson, 1995.

BRANDÃO, C. R. F.; SILVA, R. R.; DELABIE, J. H. C. Neotropical ants (Hymenoptera) functional groups: nutritional and applied implications. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Eds.). **Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management**. CRC, Boca Raton, 2012. p. 213–236.

BROWN, J. H. Geographical ecology of desert rodents. In: CODY, M. L.; DIMOND, J. M. (Eds.). **Ecology and Evolution of Communities**. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press, 1975. p. 315–341.

BROWN, J. H.; LOMOLLINO, M. V. (Eds.). **Biogeography**. 2. ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc, Publishers, 1998.

CAMPOS, R. I.; VASCONCELOS, H. L.; RIBEIRO, S. P.; NEVES, F. S.; SOARES, J. P. Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. **Ecography**, v. 29, n. 3, p. 442–450, 2006.

CONCEIÇÃO, E. S.; DELABIE, J. H. C.; DELLA LUCIA, T. M. C.; COSTA NETO, A. O.; MAJER, J. D. Structural changes in arboreal ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) in an age sequence of cocoa plantations in the south-east of Bahia, Brazil. **Austral Ecology**, v. 55, n. 3, 2014.

DaROCHA, W. D. **As Formigas Associadas às Plantas Epífitas e sua Contribuição ao Manejo dos Cacauais do Sudeste da Bahia**. [s.l.] Universidade de Santa Cruz, 2010.

DaROCHA, W. D.; RIBEIRO, S. P.; NEVES, F. S.; FERNANDES, G. W.; LEPONCE, M.; DELABIE, J. H. C. How does bromeliad distribution structure the arboreal ant assemblage (Hymenoptera: Formicidae) on a single tree in a Brazilian Atlantic forest agroecosystem? **Myrmecological News**, 2015.

DAVIDSON, D. W.; FISHER, B. L. Symbiosis of ants with Cecropia as a function of light regime. In: Huxley, C. R.; Cutler, D. (Eds.). **Ant-Plant Interactions**, Oxford Univ. Press, 1991. p. 289-309.

DAVIDSON, D. W.; COOK, S. C.; SNELLING, R. R.; CHUA, T. H. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. **Science**, v. 300, p. 969–072, 2003.

DAVIDSON, D. W.; MACKEY, D. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationship. **Journal of Hymenoptera Research**, v. 2, p. 13–83, 1993.

DEJEAN, A.; CORBARA, B.; ORIVEL, J.; LEPONCE, M. Rainforest canopy ants: the implications of territoriality and predatory behavior. **Functional Ecosystems and Communities**, v. 1, n. 2, p. 105–120, 2007.

DEJEAN, A.; OLMSTEAD, I.; SNELLING, R. R. Tree-Epiphyte-Ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. **Biotropica**, v. 27, n. 1, p. 57–70, 1995.

DEJEAN, A.; BEUGNON, G. Host-ant trail following by myrmecophilous larvae of Liphyrinae (Lepidoptera, Lycaenidae). **Oecologia**, v. 106, p. 57-62, 1996.

DELABIE, J. H. C. The ant problems of cocoa farms in Brazil. In: VANDER MEER, R. K.; JAFFÉ, K.; CEDEÑO, A. (Eds.). **Applied Myrmecology : a World Perspective**. Colorado, USA: Westview Press, Boulder, 1990. p. 555–569.

DELABIE, J. H. C. Comunidades de formigas das árvores nas formações florestais da América do Sul, com ênfase no sudeste da Bahia. **Anais do XVI Simpósio de Mirmecologia**, UFSC, Florianópolis–SC, 109-114, 2003.

DELABIE, J. H. C. et al. Communauté des fourmis des souches d'arbres morts dans trois réserves de la forêt Atlantique brésilienne (Hymenoptera, Formicidae). **Ecologia Austral**, v. 7, p. 95–103, 1997.

DELABIE, J. H. C. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. **Neotropical Entomology**, v. 30, n. 4, p. 501–516, 2001.

DELABIE, J. H. C.; BENTON, F. P.; MEDEIROS, M. A. La polydomie de Formicidae arboricoles dans les cacaoyères du Brésil: optimisation de l'occupation de l'espace ou stratégie défensive? **Actes des Colloques Insectes Sociaux**, v. 7, p. 173-178, 1991.

DELABIE, J. H. C.; JAHYNY, B.; NASCIMENTO, I. C.; MARIANO, C. S. F.; LACAU, S.; CAMPIOLO, S.; PHILPOTT, S. M.; LEPONCE, M. Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic forest fauna of southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, p. 2359–2384, 2007.

DELABIE, J. H. C.; DaROCHA, W. D.; FEITOSA, R. M.; DEVIENNE, P.; FRESNEAU, D. *Gnamptogenys concinna (F. Smith, 1858): nouvelles données sur sa distribution et commentaires sur ce cas de gigantisme dans le genre Gnamptogenys* (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, v. 115, n. 3, p. 269–277, 2010.

DELABIE, J. H. C.; JAHYNY, B. A mirmecosfera animal : relações de dependência entre formigas e outros animais. **O Biológico**, v. 69, n. 2, p. 7–12, 2007.

DELABIE, J. H. C.; OSPINA, M. & ZABALA, G. Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. **Introducción a las hormigas de la región Neotropical**. F. Fernández (Ed.), Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, 167-180, 2003.

DeVRIES, P. J. Mutualism between *Thisbe irenea* butterflies and ants, and the role of ant ecology in the evolution of larval-ant associations. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 43, p. 179-195, 1991.

DIAL, R. J.; ELLWOOD, M. D. F; TURNER, E. C.; FOSTER, W. A. Arthropod abundance, canopy structure, and microclimate in a Bornean lowland tropical rain forest. **Biotropica**, v. 38, n. 5, p. 643–652, 2006.

DJIÉTO-LORDON, C.; DEJEAN, A.; GIBERNAU, M.; HOSSAERT-MCKEY, M.; MCKEY, D. Symbiotic mutualism with a community of opportunistic ants: protection, competition, and ant occupancy of the myrmecophyte *Barteria nigritana* (Passifloraceae). **Acta Oecologica**, v. 26, p. 109–116, 2004.

DUNN, R. R.; AGOSTI; D.; ANDERSEN, A. N.; ARNAN, X.; BRUHL, C. A.; CERDÁ, X.; ELLISON, A. M.; FISHER, B. L.; FITZPATRICK, M. C.; GIBB, H; GOTELLI, N. J.; GOVE, A. D.; GUENARD, B.; JANDA, M.; KASPARI, M.; LAURENT, E. J.; LESSARD, J. P.; LONGINO, J. T.; MAJER, J. D.; MENKE, S. B.; McGLYNN, T. P.; PARR, C. L.; PHILPOTT, S. M.; PFEIFFER, M.; RETANA, J.; SUAREZ, A. V.; VASCONCELOS, H. L.; WEISER, M. D.; SANDERS, N. J. Climatic drivers of hemispheric asymmetry in global patterns of ant species richness. **Ecology Letters**, v. 12, n. 4, p. 324–333, 2009.

FEITOSA, R. M.; LACAU, S.; DaROCHA, W. D.; OLIVEIRA, A. R.; DELABIE, J. H. C. A giant new arboreal species of the ant genus *Anochetus* from Brazil (Formicidae: Ponerinae). **Annales de la Société entomologique de France**, v. 48, n. 3-4, p. 253–259, 2012.

FONSECA, C. R. Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant-tree. **Journal of Ecology**, v. 82, p. 833–842, 1994.

FONSECA, C. R.; BENSON, W. W. Ontogenetic succession in Amazonian ant trees. **Oikos**, v. 41, p. 2–7, 2003.

FOWLER, H. G.; DELABIE, J. H. C.; BRANDÃO, C. R. F.; FORTE, L. C.; VASCONCELOS, H. L. Ecologia nutricional de formigas. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Eds.). **Ecologia Nutricional de Insetos e Suas Implicações no Manejo de Pragas.** Manole/Brasilia: CNPq, 1991. p. 131–209.

HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A. A.; TOMLINSON, P. B. **Tropical Trees and Forests, an Architectural Analysis**. Berlin: Springer-Verlag, 1978.

HEIL, M. Extrafloral nectar at the plant-insect interface: a spotlight on chemical ecology, phenotypic plasticity, and food webs. **Annual Review of Entomology**, v. 60, p. 213–232, 2015.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Massachusetts: Harvard University Press, 1990. v. N1

HOOD, W. G.; TSCHINKEL, W. R. Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. **Physiological Ecology**, v. 15, p. 23–35, 1990.

HORA, R. R.; VILELA, E. F.; FÉNERON, R.; PEZON, A.; FRESNEAU, D.; DELABIE, J. H. C. Facultative polygyny in *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae Ectatomminae). **Insectes Sociaux**, v. 52, n. 2, p. 194-200, 2005.

JIMÉNEZ, E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T. M.; LOZANO-ZAMBRANO, F. H. (Eds.**). Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia**. Bogotá, D. C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2008.

JOVILET, P. **Ants and Plants, an Example of Coevolution**. Leiden: Backhuys Publishers, 1996.

KAMINSKI, L. A. Polyphagy and obligate myrmecophily in the butterfly *Hallonympha paucipuncta* (Lepidoptera: Riodinidae) in the Neotropical Cerrado Savanna. **Biotropica**, v. 40, n. 3, p. 390-394, 2008.

KAMINSKI, L. A.; SENDOYA, S. F.; FREITAS, A. V. L.; OLIVEIRA, P. S. Ecologia comportamental na interface formiga-planta-herbívoro: interações entre formigas e lepidópteros. **Oecologia Brasiliensis**, v. 13, p. 27–44, 2009.

KASPARI, M. Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. **Oecologia**, v. 96, p. 500–507, 1993.

KASPARI, M.; CLAY, N. A.; LUCAS, J.; YANOVIAK, S. P.; KAY, A. Thermal adaptation generates a diversity of thermal limits in a rainforest ant community. **Global Change Biology**, v. 21, p.1092-1102, 2014.

KASPARI, M.; WARD, P. S.; YUAN, M. Energy gradients and the geographic distribution of local ant diversity. **Oecologia**, v. 140, n. 3, p. 407–414, 2004.

KASPARI, M.; WEISER, M. D. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. **Functional Ecology**, v. 13, p. 530–538, 1999.

KASPARI, M.; YANOVIAK, S. P. Bait use in tropical litter and canopy ants - evidence of differences in nutrient limitation. **Biotropica**, v. 33, n. 1, p. 207–211, 2001.

KASPARI, M.; YANOVIAK, S. P. Biogeochemistry and the structure of tropical brown food webs. **Ecology**, v. 90, n. 12, p. 3342–3351, 2009.

KITCHING, R. L.; MITCHELL, H.; MORSE, G.; THEBAUD, C. Determinants of species richness in assemblages of canopy arthropods in rainforests. In: STORK, N. E.; DIDHAM, R. K.; ADIS, J. (Eds.). **Canopy Arthropods**. London, UK: Chapman and Hall, 1997. p. 131–150.

LATTKE, J. E. Revision of the ant genus *Gnamptogenys* in the New World (Hymenoptera : Formicidae). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 4, p. 137–193, 1995.

LAWRENCE, R.; POTTS, B. M.; WHITHAM, T. G. Relative importance of plant ontogeny, host genetic variation, and leaf age for a common herbivore. **Ecology**, v. 84, p. 1171–1178, 2003.

LAWTON, J. H. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. **Annual Review of Entomology**, v. 28, p. 23–39, 1983.

LESTON, D. A Neotropical ant garden. **Annals of Entomological Society of America**, v. 71, p. 649–653, 1978.

LUCAS, C.; FRESNEAU, D.; KOLMER, K.; HEINZE, J.; DELABIE, J. H. C.; PHO, D. B. A mutidisciplinary approach to discrimining different taxa in the species complex *Pachycondyla villosa* (Formicidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 75, p. 249–259, 2002.

MaCKAY, W. P.; MaCKAY, E. E. **The Systematics and Biology of the New World Ants of the Genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae)**. Edwin Mellon Press, Lewiston, 2010.

MAJER, J. D.; DELABIE, J. H. C.; SMITH, M. R. B. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. **Biotropica**, v. 26, n. 1, p. 73–83, 1994.

MARTINEZ, J. J. I. Monopolization of resources by ground-nesting ants foraging on trees in Mediterranean forests **Acta Oecologica**, v. 11-16, p. 65-66, 2015.

NADKARNI, N. M. Good-bye, Tarzan: the science of life in the treetops gets down to business. **The Sciences**, v. 35, p. 28–33, 1995.

NEVES, F. S.; QUEIROZ-DANTAS, K. S.; DaROCHA, W. D.; DELABIE, J. H. C. Ants of three adjacent habitats of a transition region between the Cerrado and Caatinga biomes: the effects of heterogeneity and variation in canopy cover. **Neotropical Entomology**, v. 48, p. 258-268, 2013.

NG, F. S. P. Shyness in trees. **Nature Malaysiana**, v. 2, n. 2, p. 35–37, 1977.

PAOLETTI, M. G.; TAYLOR, R. A. J.; STINNER, B. R.; STINNER, D. H.; BENZING, D. H. Diversity of soil fauna in the canopy and forest floor of a Venezuelan cloud forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 7, p. 373–383, 1991.

PERFECTO, I.; RICE, R. A.; GREENBERG, R.; VAN DER VOORT, M. E. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. **BioScience**, v. 46, n. 8, p. 598–608, 1996.

PIERCE, N. E.; BRABY, M. F.; HEATH, A.; LOHMAN, D. J.; MATHEW, J.; RAND, D. B.; TRAVASSOS, M. A. The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). **Annual Review of Entomology**, v. 47, p. 733-771, 2002.

PUTZ, F. E.; PARKER, G. G.; ARCHIBALD, R. M. Mechanical abrasion and intercrown spacing. **The American Midland Naturalist**, v. 112, n. 1, p. 24–28, 1984.

RIBEIRO, S. P.; ESPÍRITO SANTO, N. B.; DELABIE, J. H. C.; MAJER, J. D. Competition, resources and the ant (Hymenoptera: Formicidae) mosaic: a comparison of upper and lower canopy. **Myrmecological News**, v. 18, p. 113–120, 2013.

ROBERTS, D. L.; COOPER, R. J.; PETIT, L. J. Use of premontane moist forest and shade coffee agroecosystems by army ants in western Panama. **Conservation Biology**, v. 14, p. 192–199, 2000.

SOLANO, P. J.; DUROU, S.; CORBARA, B.; QUILICHINI, A.; CERDAN, P.; BELIN-DEPOUX, M.; DELABIE, J. H. C. & DEJEAN, A. Myrmecophytes of the understory of French Guianian rainforests: their distribution and their associated ants. **Sociobiology**, v. 41, n. 2, p. 605-614, 2003.

STUNTZ, S.; ZIEGLER, C.; SIMON, U.; ZOTZ, G. Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 161–176, 2002.

TOBIN, J. E. Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. In: LOWMAN, M. D.; NADKARNI, N. M. (Eds.). **Forest Canopies**. San Diego, California: Academic Press, 1995. p. 129–147.

VASCONCELOS, H. L.; DAVIDSON, D. W. Relationship between plant size and ant associates in two Amazonian ant-plants. **Biotropica**, v. 32, n. 1, p. 100–111, 2000.

WAY, M. J.; KHOO, K. C. Role of ants in pest-management. **Annual Review of Entomology**, v. 37, p. 479–503, 1992.

WEISER, M. D.; SANDERS, N. J.; AGOSTI, D.; ANDERSEN, A. N.; ELLISON, A. M.; FISCHER, B. L.; GIBB, H.; GOTELLI, N. J.; GOVE, A. D.; GROSS, K.; GUÉNARD, B.; JANDA, M.; KASPARI, M.; LESSARD, J. P.; LONGINO, J. T.; MAJER, J. D.; MENKE, S. B.; McGLYNN, T. P.; PARR, C. L.; PHILPOTT, S. M.; RETANA, J.; SUAREZ, A. V.; VASCONCELOS, H. L.; YANOVIAK, S. P. Canopy and litter ant assemblages share similar climate-species density relationships. **Biology Letters**, v. 6, n. 6, p. 769–772, 2010.

WILSON, E. O. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: a first assessment. **Biotropica**, v. 19, n. 3, p. 245–251, 1987.

WILSON, E. O.; HÖLLDOBLER, B. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, p. 7411–7414, 2005.

YANOVIAK, S. P.; BERGHOFF, S. M.; LINSENMAIR, K. E.; ZOTZ, G. Effects of an epiphytic orchid on arboreal ant community structure in Panama. **Biotropica**, v. 43, n. 6, p. 731–737, 2011.

YANOVIAK, S. P.; SILVERI, C.; HAMM, C. A.; SOLIS, M. Stem characteristics and ant body size in a Costa Rican rain forest. **Journal of Tropical**, v. 28, p. 199–204, 2012.

YANOVIAK, S. P. Effects of lianas on canopy arthropod community structure. In: SCHNITZER, S. A.; BONGERS, F.; BURNHAM,R. J.; PUTZ, F. E. (Eds.). **Ecology of lianas**. UK: John Wiley & Sons Ltda, 2015. p. 345–361.

YANOVIAK, S. P.; KASPARI, M. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. **Oikos**, v. 89, n. 2, p. 259–266, 2000.

YANOVIAK, S. P.; NADKARNI, N. M.; GERING, J. C. Arthropods in epiphytes: a diversity component that is not effectively sampled by canopy fogging. **Biodiversity and Conservation**, v. 12, p. 731–741, 2003.

YANOVIAK, S. P.; DUDLEY, R.; KASPARI, M. Directed aerial descent in canopy ants. **Nature**, v. 433, 624-626, 2005.

YANOVIAK, S. P.; NADKARNI, N. M.; SOLANO, J. R. Arthropod assemblages in epiphyte mats of Costa Rican cloud forests. **Biotropica**, v. 36, n. 2, p. 202–210, 2006.

YANOVIAK, S. P.; FISHER, B. L.; ALONSO, A. directed aerial descent behavior in African canopy ants (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Insect Behavior**, v. 21, 164-171, 2008.

YANOVIAK, S. P.; SCHNITZER, S. A. Functional roles of lianas for forest canopy animals. In: LOWMAN, M. D.; DEVY, S.; GANESH, T. (Eds.). **Treetops at risk: challenges of global canopy ecology and conservation**. New York: Springer Science+Business Media, 2013. p. 209–214.

YANOVIAK, S. P.; WALKER, H.; NADKARNI, N. M. Arthropod assemblages in vegetative vs. humic portions of epiphyte mats in a Neotropical cloud forest. **Pedobiologia**, v. 48, n. 1, p. 51–58, jan. 2004.

YU, D. The structural role of epiphytes in ant gardens. **Biotropica**, v. 26, p. 222–226, 1994.

21

Ecologia de poneromorfas em ambientes urbanos

Tercio da Silva Melo, Jacques H. C. Delabie

Resumo

Estudos avaliando os efeitos da urbanização sobre as comunidades de formigas são recentes, e ainda são poucos os trabalhos que utilizaram formigas como "ferramentas" de bioindicação para avaliar os efeitos da urbanização sobre a biodiversidade de uma forma geral. No Brasil, dentre os trabalhos realizados em ambientes urbanos, poucos são os que realmente avaliaram os efeitos da urbanização sobre as formigas, sendo majoritariamente levantamentos da mirmecofauna em diferentes tipos de habitats urbanos. Os estudos realizados em cidades brasileiras apresentaram formigas Poneromorfas, registrando mais de 70 espécies, sendo a Bahia (27 espécies) e a Mata Atlântica (48 espécies) respectivamente o estado e o bioma brasileiro que apresentaram maior riqueza específica. Entre as Poneromorfas, a família que apresenta maior riqueza é Ponerinae (47 espécies), seguido de Ectatomminae (13), Heteroponerinae (6), Amblyoponinae e Proceratiinae (com 1 espécie cada) e o gênero mais rico é *Hypoponera* (15 espécies). No Brasil, as espécies *Gnamptogenys striatula* Mayr, 1884, *Odontomachus chelifer* (Latreille, 1802), *Pachycondyla harpax* (Fabricius, 1804), *Pachycondyla striata* (Smith, 1858) estão presentes em quase todas as cidades onde a fauna mirmecológica foi amostrada. Já as espécies *Ectatomma edentatum* Roger, 1863, *G. striatula*, *Hypoponera distinguenda* (Emery, 1890), *P. harpax* e *P. striata* são as formigas encontradas em um mais amplo leque de habitats. Nas cidades brasileiras, dentre os diversos tipos de habitats urbanos já inventariados (casas, centros de reciclagem, colégios, fragmentos florestais, granja, hospitais, indústrias, jardins, parques, praças, quintais e terrenos baldios), casas foram os ambientes mais investigados, contudo estudos têm demonstrado que as áreas menos impactadas (como fragmentos florestais e parques) ainda conseguem manter um maior número de espécies nativas.

No que concerne a avaliação do efeito da urbanização brasileira sobre as Poneromorfas, características da atividade econômica (exemplo: cidades industriais e cidade cujo desenvolvimento econômico depende da agricultura) estão entre os primeiros fatores a influenciar a comunidade de formigas. Outros fatores que influenciam as comunidades de formigas são: (1) tamanho da cidade, (2) tempo de urbanização, (3) estrutura dos bairros, (4) presença de áreas de mata e (5) nível de conservação das residências, são aspectos ambientais determinantes da comunidade que ali vive. Ainda, moradias que apresentam jardins e quintais

MELO, Tercio da Silva; DELABIE, Jacques H. C. Ecologia de poneromorfas em ambientes urbanos.
In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 313-326.

com presença de vegetação nativa possuem uma maior riqueza de espécies se comparadas a casas desprovidas desses ambientes. Já as áreas internas de casas apresentam maior abundância de formigas se comparado às áreas externas, apesar de serem espécies de formigas invasivas ou exóticas (de hábito generalista ou sinantrópico), as que dominam numericamente nas casas.

Espécies de formigas consideradas invasoras ou exóticas são dominantes nas cidades por explorarem melhor os recursos, estarem mais bem adaptadas às condições ambientais e por serem menos susceptíveis à predação. O principal impacto (negativo) destas formigas no ambiente urbano é a homogeneização biótica. Nas cidades brasileiras não há registro da ocorrência de espécies exóticas de formigas Poneromorfas (exemplo: *Hypoponera punctatissima* (Roger, 1859) e *Hypoponera opacior* Forel, 1893). Apesar de *H. punctatissima* e *H. opacior*, que foram introduzidas no Brasil, estarem presentes em ambientes antropizados, estas espécies não foram encontradas em ambiente urbano. Apesar de termos encontrado um grande número de espécies nativas de Poneromorfas listadas para cidades do Brasil, não encontramos referências que afirmam que alguma das formigas listadas nesse levantamento possua hábitos sinantrópicos. Contudo, propomos que as espécies *E. edentatum*, *G. striatula*, *H. distinguenda*, *P. harpax* e *P. striata* sejam consideradas sinantrópicas, devido à grande variedade de habitats urbanos que são capazes de ocupar.

Abstract

Ecology of poneromorph ants in urban environments - Studies evaluating the effects of urbanization on ant communities are a recent phenomenon, and there are few works using ants as bioindicator "tools" to assess the effects of urbanization on biodiversity in general. In Brazil, among those carried out in urban environments, few studies have specifically evaluated the effects of urbanization on ants, with most of them being ant fauna surveys in different types of urban habitats. Studies in Brazilian cities have revealed the occurrence of poneromorph ants, with more than 70 species being present, and with urban areas in Bahia (32 species) and in the Atlantic Rainforest zone (55 species) being respectively the state and biome that showed the higher species richness. Among the poneromorphs, the families that show the greatest richness are Ponerinae (47 species), followed by Ectatomminae (13), Heteroponerinae (6), Amblyoponinae and Proceratiinae (with 1 species each) and the richest genus is *Pachycondyla* (18 species). In Brazil, the ants *Gnamptogenys striatula* Mayr, 1884 *Odontomachus chelifer* (Latreille, 1802), *Pachycondyla harpax* (Fabricius, 1804), and *Pachycondyla striata* (Smith, 1858) are present in almost all cities where the ant fauna was sampled. However, *Ectatomma edentatum* Roger, 1863, *G. striatula*, *Hypoponera distinguenda* (Emery, 1890), *P. harpax* and *P. striata* are found in a wider range of habitats within the urban areas. In Brazilian towns, among the various types of urban habitats inventoried (houses, recycling centers, schools, forest fragments, farm, hospitals, industries, gardens, parks, squares, backyards and vacant lots), houses were the most investigated environments. However, studies have demonstrated that less impacted areas (such as parks and forest fragments) can still maintain a more native-like ant fauna.

Of the urbanization factors influencing Brazilian poneromorphs, economic activity of the city (e.g., industrial centers and towns whose economic development depends on agriculture) is one of the main factors influencing the ant community. Other factors influencing the ant communities are: (1) size of the city; (2) length of time since urbanization; (3) structure of neighborhoods; (4) presence of forest areas; and (5) level of preservation of the environment around the residences. Houses that have gardens and yards with native vegetation still present have a higher species richness compared to houses without these habitats. The internal areas of homes maintain a

higher abundance of ants compared to external areas, although this is related to the presence of invasive or exotic species of ants (generalist or synanthropic species), which are numerically dominant in homes. These invasive native and exotic species are dominant in cities because they are better at exploiting the resources, are better adapted to urban environmental conditions and are less susceptible to predation. The main negative impact of these ants in the urban environment is biotic homogenization. In Brazilian cities, there is no record of alien species of poneromorphs ants (e.g., *Hypoponera punctatissima* (Roger, 1859) and *Hypoponera opacior* Forel, 1893). Although these two species have been introduced into Brazil, and are present in anthropogenic environments, these ants were not found in urban environments. Although we found a large number of native poneromorph species listed for cities in Brazil, we did not find references establishing that the ants listed in the surveys have synanthropic habits. However, we propose that the species *E. edentatum*, *G. striatula*, *H. distinguenda*, *P. harpax* and *P. striata* can be considered as synanthropic due to the wide variety of urban habitats that they are able to occupy.

Introdução

As cidades agregam hoje em dia mais de 60% da população humana mundial (ONU, 2011) e, especificamente no Brasil, mais de 80% da população vive em centros urbanos (IBGE, 2012). A formação e crescimento das cidades tornou-se um fenômeno global que tem se acentuado significativamente no último século (GRIMM et al., 2008; AGUILERA et al., 2011). Nesses centros urbanos, se concentram produção e consumo de bens (gerando descarte de resíduos), associados à gigantesca utilização de recursos naturais (PICKETT; CADENASSO, 2006). Tamanha interferência nas áreas nativas criadas pelas cidades leva a mudanças e problemas ambientais globais sérios (GRIMM et al., 2008), e o fenômeno urbano torna-se um campo de preocupação para a conservação ambiental (SHOCHAT et al., 2006). Dentre os problemas ambientais gerados pelas cidades, as principais alterações são causadas no uso/cobertura do solo, nos ciclos bioquímicos, nas mudanças climáticas, nos sistemas hidrológicos e na manutenção da biodiversidade nativa frente às espécies introduzidas de outras regiões ou outros biomas (VITOUSEK et al., 1997; GRIMM et al., 2008).

Ambientes urbanos são facilmente caracterizáveis pela constante atividade humana, com altas densidades de população, adensamento de habitações, indústrias e comércios, escassez de áreas naturais, além de apresentar relativa impermeabilização dos solos, poluição, mudanças climáticas locais e uma elevada concentração de espécies exóticas (MCINTYRE et al., 2001). Ecologicamente, o processo de urbanização implica na conversão de áreas nativas em várias formas antropogênicas de uso da terra (PICKETT; CADENASSO 2006), forçando a fragmentação e isolamento de ambientes naturais, o aumento local na densidade do ser humano, levando à formação de "espaços urbanos" (MCINTYRE et al., 2000; MCINTYRE et al., 2001; PICKETT; CADENASSO, 2006).

No que concerne às mudanças na biodiversidade causadas pela urbanização, têm-se identificado alguns processos de alterações: através do aumento na produtividade primária, aumento na temperatura (SHOCHAT et al., 2006; KOWARIK, 2011), aumento na heterogeneidade/fragmentação e perturbação de habitat (KOWARIK, 2011), modificações na dinâmica trófica (SHOCHAT et al., 2006), degradação de áreas naturais e surgimento de novas áreas urbanizadas por justaposição às áreas já existentes (KOWARIK, 2011). De forma geral, a formação e expansão das cidades estão entre as principais causas de perda da biodiversidade nativa (MCKINNEY, 2002; MCKINNEY, 2006; FAETH et al., 2011) em escalas regionais e globais (GRIMM et al., 2008). Essa perda se dá devido as cidades criarem e/ou alterarem habitats, forçando adaptações morfológicas ou comportamentais em animais, nas dinâmicas populacionais, nas estruturas das comunidades de organismos (SHOCHAT et al., 2006; BYRNE,

2007), além de beneficiarem poucas espécies melhor adaptadas à antropização do ambiente, promovendo a homogeneização biótica em diversas escalas espaciais (MCKINNEY, 2006).

Em contrapartida, estudos demonstram a importância das cidades na manutenção da biodiversidade (DEARBORN; KARK, 2010; KOWARIK, 2011), principalmente em habitats considerados como áreas verdes (quintais, jardins, praças, parques, fragmentos florestais e áreas de conservação ambiental). Cidades também podem ser ambientes climaticamente mais estáveis (quando localizados em regiões frias ou desérticas) e apresentar habitats antrópicos às vezes considerados análogos a habitats naturais (por exemplo, parques sombreados por árvores de grande porte), permitindo desta forma a permanência de espécies nativas ou mesmo consideradas raras e ameaçadas (LUNDHOLM; RICHARDSON, 2010; KOWARIK, 2011).

Dentre as vantagens de se conservar a biodiversidade nativa de ambientes urbanos, talvez, a manutenção dos serviços ecossistêmicos seja um dos fatores mais importantes para a garantia da qualidade de vida humana e ambiental (DEARBORN; KARK, 2010). Como os serviços ecossistêmicos são determinados pelas funções que as espécies exercem no meio ambiente, o número de espécies nativas pode ser considerado um indicativo confiável da manutenção destes serviços no ambiente urbano (SATTLER et al., 2010). Desta forma, alterações deletérias nas cidades podem significar perda de eficiência nos processos ecossistêmicos (ALBERTI, 2005). Por fim, esses padrões alterados de diversidade em áreas urbanas já são bem conhecidos em alguns grupos taxonômicos (ex.: plantas superiores, alguns grupos de artrópodes e aves), sobretudo nas regiões temperadas. No entanto, para uma maioria de grupos e regiões, há escassez de informações (FAETH et al., 2011).

Poneromorfas urbanas

Estudos avaliando os efeitos da urbanização sobre as comunidades de formigas são recentes, e ainda são poucos os trabalhos que utilizaram formigas como "ferramentas" de bioindicação para avaliar os efeitos da urbanização sobre a biodiversidade de uma forma geral (Tabela 21.I). Excluindo-se estudos realizados no Brasil, a maioria desses trabalhos foi realizada em regiões temperadas (principalmente nos Estados Unidos). Ainda, grande parte dos estudos tem comparado comunidades de formigas entre diferentes formas de habitats (tanto áreas naturais e não naturais) e alguns têm registrado espécies de formigas do grupo poneromorfas (Tabela 21.I).

No Brasil, dentre os trabalhos realizados em ambientes urbanos, poucos são os estudos

TABELA 21.I – Bibliografia temática sobre influência da urbanização sobre as assembleias de Formicidae em ambientes urbanos. Não foram incluídos estudos realizados no Brasil

TIPO DE ESTUDO		PAÍS	AUTOR
COMPARAÇÃO	entre áreas naturais	Estados Unidos	Clarke et al, 2008; Ivanov; Keiper, 2010*
	entre cidades	Rússia	Antonov, 2008
	entre formas de habitats	Canadá, Estados Unidos, Finlândia, Guiana Francesa, Índia, Japão, México e Trindade	Yamaguchi, 2004*; Lessard; Buddle, 2005*; Kumar; Mishra, 2008*; Vepsalainen et al., 2008; Delabie et al., 2009*; Guzmán-Mendoza et al, 2010*; Uno et al., 2010; Menke et al., 2011*; Wetterer; Dutra 2011
AVALIAÇÃO	de espécies invasoras	Estados Unidos	Holway; Suarez, 2006; Clarke et al, 2008; Menke et al., 2010; Pecarevic et al., 2010*; Toennisson et al, 2011*; Guérnard et al, 2014*
	do efeito de borda	Canadá e Estados Unidos	Lessard; Buddle, 2005*; Ivanov; Keiper, 2010*
	de gradiente de urbanização	Estados Unidos	Sanford et al., 2009; Pecarevic et al., 2010*; Menke et al., 2011*; Buczkowski; Richmond, 2012
	de ocupação antrópica	Estados Unidos e Japão	Yamaguchi, 2004*; Buczkowski; Richmond, 2012
	da estrutura do habitat	Estados Unidos e Finlândia	Clarke et al, 2008; Vepsalainen et al., 2008; Friedrich; Philpott, 2009*; Toennisson et al, 2011*
	de dinâmicas temporais	Estados Unidos e México	Guzmán-Mendoza et al, 2010*; Buczkowski, 2011; Buczkowski; Richmond, 2012

* Estudos onde ocorrem formigas poneromorfas.

que realmente avaliaram os efeitos da urbanização sobre as formigas (MARQUES et al., 2002; SOARES et al., 2006; PACHECO; VASCONCELOS, 2007; MUNHAE et al., 2009; DÁTTILO et al., 2011; PIVA; CAMPOS, 2012; GUIMARÃES et al., 2013; CANTONE; CAMPOS, 2014), sendo grande parte dos estudos levantamentos da mirmecofauna em diferentes tipos de habitats urbanos (especialmente hospitais e domicílios). Pelo menos 20 estudos realizados em cidades brasileiras apresentaram formigas poneromorfas, registrando mais de 70 espécies (Tabela 21.II), sendo a Bahia (27 espécies) e a Mata Atlântica (48 espécies) respectivamente o estado e o bioma brasileiro que apresentaram maior riqueza específica. Entre as poneromorfas, a subfamília que apresenta maior riqueza é Ponerinae (47 espécies), seguida de Ectatomminae (13), Heteroponerinae (6), Amblyoponinae e Proceratiinae (com 1 espécie cada). Apesar do número expressivo de espécies registrado para regiões urbanas brasileiras e biomas, este ainda é um valor subestimado da riqueza, já que os estudos realizados se concentram em poucos estados brasileiros (apenas oito), e nos biomas da Amazônia, da Caatinga, do Cerrado e da Mata Atlântica. A maior parte dos estudos utilizou iscas para a atração de formigas (14 trabalhos), podendo representar um viés no registro das espécies de poneromorfas encontradas nas cidades.

No Brasil, as espécies *Gnamptogenys striatula* Mayr, 1884, *Odontomachus chelifer* (Latreille, 1802), *Pachycondyla harpax* (Fabricius, 1804), *Pachycondyla striata* (Smith, 1858) estão presentes em quase todas as cidades onde a fauna mirmecológica foi amostrada. Já as espécies *Ectatomma edentatum* Roger, 1863, *G. striatula*, *Hypoponera distinguenda* (Emery, 1890), *P. harpax* e *P. striata* são as formigas encontradas em um mais amplo leque de habitats. Nas cidades brasileiras, diversos tipos de habitats urbanos já foram inventariados: casas, centros de reciclagem, colégios, fragmentos florestais, granjas, hospitais, indústrias, jardins, parques, praças, quintais e terrenos baldios. Destes 13 tipos de habitats, as áreas domiciliares (casa, jardim e quintal) são os locais onde mais estudos foram realizados (10 artigos), mas fragmento florestal é o habitat que apresenta maior riqueza (46 espécies). Apesar de casas serem os ambientes mais investigados em cidades (exemplo: DELABIE et al., 1995; MARQUES et al., 2002; SOARES et al., 2006; FARNEDA et al., 2007; KAMURA et al., 2007; IOP et al., 2009; LOPES, 2009; PIVA; CAMPOS, 2012), outros estudos têm demonstrado que áreas menos impactadas (como fragmentos florestais e parques) ainda conseguem manter um número consistente de espécies nativas (PACHECO; VASCONCELOS et al., 2007; GUIMARÃES et al., 2013; LUTINSKI et al., 2013; MELO et al., 2014). Em fragmentos florestais de São Paulo, as poneromorfas representaram uma grande porcentagem das formigas amostradas, demonstrando a importância de áreas naturais para a conservação da diversidade desse grupo (MORINI et al., 2007), e também estiveram entre os grupos com maior número de espécies das cidades do estado de Santa Catarina (LUTINSKI et al., 2013).

Ambientes naturais (como fragmentos florestais e parques) conseguem manter uma boa riqueza de poneromorfas porque apresentam diversas opções de locais para nidificação, que são importantes recursos para a conservação de formigas de forma geral (FRIEDRICH; PHILPOTT, 2009). Porém, o processo de urbanização em geral contribui a extirpar uma maioria desses sítios de estabelecimento de colônias, criando ao mesmo tempo locais de nidificação artificiais (exemplo: cavidades encontradas em construções) (FRIEDRICH; PHILPOTT, 2009). Talvez por esse motivo, conseguimos encontrar um número apreciável de espécies em habitats fortemente antropizados (por exemplo, foi encontrado um total de 38 espécies em casas, centros de reciclagem, colégios, granjas, hospitais, indústrias, jardins, praças, quintais e terrenos baldios), o que pode ser considerado próximo aos ambientes "mais" naturais encontrados na cidade (46 espécies) (Tabela 2). No mundo inteiro, os espaços verdes (terrenos abandonados, quintais, jardins e praças) são considerados importantes para a manutenção de uma fração considerável da mirmecofauna nativa (KAMURA et al., 2007; PACHECO; VASCONCELOS et al., 2007; MENKE et al., 2011; WENER, 2011; LUTINSKI et al., 2013; MELO et al., 2014), incluindo poneromorfas. Ainda, a importância desses espaços verdes vai além disso, já que podem servir também como corredores ecológicos para numerosos organismos, criando conectividade entre fragmentos florestais (MENKE et al., 2011).

No que concerne à avaliação do efeito da urbanização brasileira sobre as poneromorfas, características da atividade econômica da cidade (exemplo: cidades industriais e cidade cujo desenvolvimento econômico depende da agricultura) estão entre os primeiros fatores a influenciar a

comunidade de formigas (MUNHAE et al., 2009). Provavelmente isso ocorra em função do fato deste tipo de economia gerar formas divergentes de exploração das áreas nativas e existir exigências legais distintas dos órgãos ambientais visando à conservação das áreas naturais. Outro fator que influencia as comunidades de formigas é o tamanho da cidade. Cidades consideradas grandes não apresentam variações temporais entre as poneromorfas, quando comparado a cidades pequenas (MUNHAE et al., 2009). Isto se deve às grandes cidades apresentarem menores variações climáticas (através da formação de ilhas de calor), não apresentando grandes variações de temperatura e umidade durante as estações do ano (MUNHAE et al., 2009). Isto torna as cidades grandes um ambiente mais estável (LUNDHOLM; RICHARDSON, 2010; KOWARIK, 2011) e favorável a uma determinada comunidade de formigas. Especificamente para poneromorfas, o período reprodutivo para o grupo em cidades se dá nos períodos mais quentes e chuvosos do ano (CANTONE; CAMPOS, 2014).

Dentro das cidades, a estrutura dos bairros e o nível de conservação das residências são os aspectos ambientais determinantes das espécies que podem ser encontradas (SOARES et al., 2006). Bairros recentemente urbanizados e que apresentam alto grau de perturbação antrópica favorecem o estabelecimento e permanência de espécies invasivas de formigas que passam a dominar o espaço (PIVA; CARVALHO CAMPOS, 2012). Em contrapartida, bairros localizados próximos a áreas de mata apresentam maior número de espécies nativas com uma menor abundância de indivíduos. Isso seja talvez umas das características mais importantes para a conservação de poneromorfas em ambientes urbanos (KAMURA et al., 2007; PACHECO; VASCONCELOS, 2007). Dentro de bairros, residências com jardins e quintais possuem uma maior riqueza de espécies se comparadas a casas desprovidas desses ambientes (PIVA; CARVALHO CAMPOS, 2012). Associado a isso, quando são mantidas plantas da vegetação nativa nesses jardins e quintais, estas geram impactos positivos na manutenção de poneromorfas (KAMURA et al., 2007). Já as áreas internas de casas apresentam maior abundância de formigas se comparado às áreas externas (KAMURA et al., 2007).

Dentro das casas, algumas poneromorfas (exemplo: *Odontomachus* e *Gnamptogenys*) são encontradas devido ao acesso permanente a alimentos, ausência de predadores e condições ambientais estáveis (MARQUES et al., 2002). Essas formigas são encontradas mais frequentemente nos interiores das casas durante a noite e em períodos chuvosos (MARQUES et al., 2002). A quantidade de espécies encontradas em residências está relacionada com o nível de conservação da casa. Residências bem conservadas apresentam menor número de espécies por oferecer menores oportunidades de nidificação às formigas (SOARES et al., 2006). Dentro das casas, a cozinha é onde podemos encontrar, em geral, a maior abundância e riqueza de formigas (MARQUES et al., 2002; KAMURA et al., 2007). Essa maior diversidade em cozinhas está relacionada com a maior disponibilidade de alimento, o que também favorece a manutenção de espécies invasoras (PIVA; CARVALHO CAMPOS, 2012). As formigas invasivas são espécies nativas de hábitos generalistas ou sinantrópicos, ou ainda espécies exóticas (DELABIE et al., 1995; MARQUES et al., 2002; SOARES et al., 2006; DÁTTILO et al., 2011), que predominam numericamente nas casas (DELABIE et al., 1995).

Poneromorfas Sinantrópicas

Dentre os trabalhos realizados acerca dos efeitos da urbanização sobre a comunidade de formigas, estudos avaliando os efeitos de espécies invasoras estão entre os mais frequentes (HOLWAY; SUAREZ, 2006; CLARKE et al, 2008; MENKE et al., 2010; PECAREVIC et al., 2010; TOENNISSON et al, 2011). Espécies de formigas consideradas invasoras urbanas podem ser nativas e exóticas de hábitos sinantrópicos, ou seja, espécies que são associadas a humanos e áreas urbanizadas (MCKINNEY, 2006). Ainda, essas formigas são dominantes nas cidades por explorarem melhor os recursos, estarem mais bem adaptadas às condições ambientais e por serem menos susceptíveis à predação (DELABIE et al., 1995; MARQUES et al., 2002; SHOCHAT et al., 2010; KOWARIK, 2011). O principal impacto (negativo) destas formigas no ambiente urbano é a homogeneização biótica, que ocorre quando espécies invasoras excluem competitivamente outras espécies nativas dos ambientes, levando outras espécies à extinção em diversas escalas espaciais (MCKINNEY, 2006). Muitas dessas espécies também trazem prejuízos à agricultura (DIEHL-FLEIG, 2006), além de serem vetores de patógenos aos humanos (ZARZUELA et al., 2002; PESQUERO et al., 2008; GARCIA et al., 2011; AQUINO et al., 2012; AQUINO et al., 2012).

TABELA 21.II – Poneromorfas associadas à habitats urbanos no Brasil

SUBFAMÍLIA	ESPÉCIE	ESTADO	BIOMA	HABITAT	AUTOR
Amblyoponinae	*Prionopelta* sp.	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Jardim e quintal	Melo et al., 2014
Ectatomminae	*Ectatomma edentatum* Roger, 1863	Minas Gerais e Santa Catarina (1 cidade cada), São Paulo (5 cidades)	Cerrado e Mata Atlântica	Centro de reciclagem, colégio, fragmento florestal, hospital, parque e praça	Zarzuela et al., 2002; Morini et al., 2007; Pacheco; Vasconcelos, 2007; Munhae et al., 2009; Souza et al., 2012; Lutinski et al., 2013
	Ectatomma muticum Mayr, 1870	Bahia (4 cidades)	Mata Atlântica	Fragmento florestal, jardim, quintal e terreno baldio	Melo et al., 2014
	Ectatomma opaciventris Roger, 1861	Bahia e Minas Gerais (1 cidade cada)	Cerrado e Mata Atlântica	Fragmento florestal, parque e praça	Pacheco; Vasconcelos, 2007; Melo et al., 2014
	Ectatomma permagnum Forel, 1908	Minas Gerais (1 cidade)	Cerrado	Parque	Pacheco; Vasconcelos, 2007
	Ectatomma permagnum Forel, 1908	Paraná (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa e indústria	Oliveira; Campos-Farinha, 2005
	Ectatomma sp. (1 espécie)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Guimarães et al., 2013
	Ectatomma sp. (1 espécie)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa	Kamura et al., 2007
	Ectatomma sp. (1 espécie)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa	Piva; Campos, 2012
	Ectatomma sp. (3 espécies)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Ambiente urbano não especificado	Delabie et al., 1999
	Ectatomma sp. (3 espécies)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Dáttilo et al., 2011
	Ectatomma tuberculatum (Olivier, 1791)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal e terreno baldio	Melo et al., 2014
	Gnamptogenys menozzii (Borgmeier, 1928)	Paraná (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa e indústria	Oliveira; Campos-Farinha, 2005
	Gnamptogenys regularis Mayr,1870	Minas Gerais (1 cidade)	Cerrado	Parque	Pacheco; Vasconcelos, 2007
	Gnamptogenys sp. (1 espécies)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa	Delabie et al., 1995
	Gnamptogenys sp. (1 espécies)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa	Kamura et al., 2007
	Gnamptogenys sp. (2 espécies)	Rio Grande do Sul (1 cidade)	Pampa	Hospital	Garcia et al., 2011
	Gnamptogenys sp. (3 espécies)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Ambiente urbano não especificado	Delabie et al., 1999
	Gnamptogenys sp. (5 espécies)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa	Souza et al., 2012
	Gnamptogenys striatula Mayr, 1884	Amazonas e Minas Gerais (1 cidade cada), Bahia (2 cidades), São Paulo (4 cidades), Santa Catarina (10 cidades)	Cerrado, Floresta Amazônica e Mata Atlântica	Casa, centro de reciclagem, colégio, fragmento florestal, parque e praça	Marques et al., 2002; Morini et al., 2007; Pacheco; Vasconcelos, 2007; Iop et al., 2009; Munhae et al., 2009; Souza et al., 2012; Lutinski et al., 2013; Melo et al., 2014
	Gnamptogenys sulcata (Smith, 1858)	Bahia e Santa Catarina (1 cidade cada)	Mata Atlântica	Centro de reciclagem, colégio, fragmento florestal e parque	Lutinski et al., 2013; Melo et al., 2014
	Typhlomyrmex sp.	Paraná (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa e indústria	Oliveira; Campos-Farinha, 2005
	Typhlomyrmex rogenhoferi Mayr, 1862	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Souza et al., 2012

SUBFAMÍLIA	ESPÉCIE	ESTADO	BIOMA	HABITAT	AUTOR
Heteroponerinae	*Heteroponera dentinodis* (Mayr, 1887)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Morini et al., 2007
	Heteroponera dolo (Roger, 1860)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Morini et al., 2007
	Heteroponera flava Kempf, 1962	Santa Catarina (4 cidades)	Mata Atlântica	Centro de reciclagem, colégio, fragmento florestal e parque	Lutinski et al., 2013
	Heteroponera inermis (Emery, 1894)	Santa Catarina (3 cidades)	Mata Atlântica	Centro de reciclagem, colégio, fragmento florestal e parque	Lutinski et al., 2013
	Heteroponera mayri (Kempf, 1962)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Morini et al., 2007
	Heteroponera sp.	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa	Kamura et al., 2007
Ponerinae	*Anochetus altisquamis* Mayr, 1887	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa e fragmento florestal	Souza et al., 2012
	Anochetus neglectus Emery, 1894	Minas Gerais (1 cidade) e São Paulo (2 cidades)	Cerrado e Mata Atlântica	Parque e praça	Pacheco; Vasconcelos, 2007; Munhae et al., 2009
	Anochetus simoni Emery, 1890	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Melo et al., 2014
	Anochetus sp. (1 espécie)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Guimarães et al., 2013
	Anochetus sp. (1 espécie)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Cantone; Campos, 2014
	Anochetus targionii Emery, 1894	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal, jardim, quintal e terreno baldio	Melo et al., 2014
	Dinoponera australis Emery, 1901	Santa Catarina (2 cidades)	Mata Atlântica	Colégio, parque, centro de reciclagem e fragmento florestal	Lutinski et al., 2013
	Dinoponera quadriceps Santschi, 1921	Bahia	Caatinga	Universidade	Delabie, obs. pess.
	Hypoponera distinguenda (Emery, 1890)	Santa Catarina (2 cidades)	Mata Atlântica	Casa, centro de reciclagem, colégio, comércio, fragmento florestal e parque	Farneda et al., 2007; Lutinski et al., 2013
	Hypoponera foreli Mayr, 1887	Bahia (2 cidades)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Melo et al., 2014
	Hypoponera opaciceps (Mayr, 1887)	Santa Catarina (1 cidade)	Mata Atlântica	Centro de reciclagem, colégio, fragmento florestal e parque	Lutinski et al., 2013
	Hypoponera punctatissima (Roger, 1859)	São Paulo (1 cidade)	Cerrado	Granja	Delabie; Blard, 2002
	Hypoponera sp. (1 espécie)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Guimarães et al., 2013
	Hypoponera sp. (1 espécie)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Ambiente urbano não especificado	Delabie et al., 1999
	Hypoponera sp. (1 espécie)	Goiás (1 cidade)	Cerrado	Hospital	Pasqueiro et al., 2008;
	Hypoponera sp. (1 espécie)	Rio Grande do Sul (1 cidade)	Mata Atlântica	Hospital	Garcia et al., 2011
	Hypoponera sp. (1 espécie)	Santa Catarina (1 cidade)	Mata Atlântica	Centro de reciclagem, colégio, fragmento florestal e parque	Lutinski et al., 2013
	Hypoponera sp. (1 espécie)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa	Piva; Campos, 2012
	Hypoponera sp. (1 espécie)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa	Lopes, 2009
	Hypoponera sp. (1 espécie)	São Paulo (3 cidades)	Mata Atlântica	Parque e praça	Munhae et al., 2009

SUBFAMÍLIA	ESPÉCIE	ESTADO	BIOMA	HABITAT	AUTOR
	Hypoponera spp. (2 espécies)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa	Kamura et al., 2007
	Hypoponera spp. (2 espécies)	Santa Catarina (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa e comércio	Iop et al., 2009
	Hypoponera spp. (3 espécies)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa e fragmento florestal	Souza et al., 2012
	Hypoponera spp. (6 espécies)	Bahia (5 cidades)	Mata Atlântica	Casa, fragmento florestal, jardim, quintal e terreno baldio	Melo et al., 2014
	Hypoponera spp. (9 espécies)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Morini et al., 2007
	Hypoponera trigona (Mayr, 1887)	Santa Catarina (3 cidades)	Mata Atlântica	Centro de reciclagem, colégio, fragmento florestal e parque	Lutinski et al., 2013
	Leptogenys arcuata Roger, 1861	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Jardim, quintal e terreno baldio	Melo et al., 2014
	Leptogenys bohlsi Emery, 1896	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Melo et al., 2014
	Leptogenys sp. (1 espécie)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Morini et al., 2007
	Leptogenys sp. (1 espécie)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Ambiente urbano não especificado	Delabie et al., 1999
	Mayaponera constricta (Mayr, 1884)	Bahia (3 cidades) e São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Morini et al, 2007; Melo et al., 2014
	Neoponera apicalis (Latreille, 1802)	Bahia (3 cidades)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Melo et al., 2014
	Neoponera concava (MacKay; MacKay, 2010)	Bahia (2 cidades)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Melo et al., 2014
	Neoponera crenata (Roger, 1861)	Santa Catarina (6 cidades) e São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Centro de reciclagem, colégio, fragmento florestal, parque e praça	Munhae et al., 2009; Lutinski et al., 2013
	Neoponera laevigata Smith, 1858	Minas Gerais (1 cidade)	Cerrado	Parque	Pacheco; Vasconcelos, 2007
	Neoponera marginata (Roger, 1861)	Santa Catarina (1 cidade)	Mata Atlântica	Centro de reciclagem, colégio, fragmento florestal e parque	Lutinski et al., 2013
	Neoponera verenae (Forel, 1922)	Bahia (2 cidades) e Minas Gerais (1 cidade)	Cerrado e Mata Atlântica	Fragmento florestal e parque	Pacheco; Vasconcelos, 2007; Melo et al., 2014
	Neoponera villosa (Fabricius, 1804)	Minas Gerais (1 cidade) e Santa Catarina (4 cidades)	Cerrado e Mata Atlântica	Centro de reciclagem, colégio, fragmento florestal, parque e praça	Pacheco; Vasconcelos, 2007; Lutinski et al., 2013
	Odontomachus affinis (Guérin-ménenville, 1844)	São Paulo (2 cidades)	Mata Atlântica	Casa, fragmento florestal e praça	Morini et al., 2007; Munhae et al., 2009; Souza et al., 2012
	Odontomachus bauri Emery, 1892	Bahia (2 cidades), Amazonas, Minas Gerais e São Paulo (1 cidade cada)	Cerrado, Floresta Amazônica e Mata Atlântica	Casa, fragmento florestal, jardim, quintal e terreno baldio	Marques et al., 2002; Soares et al., 2006; Melo et al., 2014
	Odontomachus brunneus (Patton, 1894)	Bahia (2 cidades)	Mata Atlântica	Fragmento florestal, jardim e quintal	Melo et al., 2014
	Odontomachus chelifer (Latreille, 1802)	Minas Gerais (1 cidade), São Paulo (2 cidades) e Santa Catarina (8 cidades)	Cerrado e Mata Atlântica	Casa, centro de reciclagem, colégio, fragmento florestal, parque e praça	Morini et al., 2007; Pacheco; Vasconcelos, 2007; Munhae et al., 2009; Souza et al., 2012; Lutinski et al., 2013
	Odontomachus haematodus (Linnaeus, 1758)	Bahia (3 cidades)	Mata Atlântica	Fragmento florestal, jardim, quintal e terreno baldio	Melo et al., 2014

SUBFAMÍLIA	ESPÉCIE	ESTADO	BIOMA	HABITAT	AUTOR
	Odontomachus meinerti Forel, 1905	Bahia (5 cidades), São Paulo (2 cidades) e Minas Gerais (1 cidade)	Cerrado e Mata Atlântica	Casa, fragmento florestal, parque e praça	Morini et al., 2007; Pacheco; Vasconcelos, 2007; Souza et al., 2012; Melo et al., 2014
	Odontomachus sp. (1 espécie)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa	Delabie et al, 1995
	Odontomachus sp. (1 espécie)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Guimarães et al., 2013
	Odontomachus sp. (1 espécie)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Ambiente urbano não especificado	Delabie et al., 1999
	Odontomachus sp. (1 espécie)	Minas Gerais (1 cidade),	Cerrado	Fragmento florestal, parque e praça	Pacheco; Vasconcelos, 2007
	Odontomachus sp. (1 espécie)	Paraná (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa e indústria	Oliveira; Campos-Farinha, 2005
	Odontomachus sp. (1 espécie)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Dáttilo et al., 2011
	Odontomachus sp. (1 espécie)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Kamura et al., 2007
	Pachycondyla crassinoda (Latreille, 1802)	Bahia (4 cidades)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Melo et al., 2014
	Pachycondyla harpax (Fabricius, 1804)	Bahia (2 cidades), Minas Gerais (1 cidade) e Santa Catarina (9 cidades)	Cerrado e Mata Atlântica	Casa, centro de reciclagem, colégio, fragmentos florestais, jardim, parques, praça, quintal, e terreno baldio	Pacheco; Vasconcelos, 2007; Iop et al., 2009; Lutinski et al., 2013; Melo et al., 2014
	Pachycondyla impressa Roger, 1861	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal e terreno baldio	Melo et al., 2014
	Pachycondyla striata (Smith, 1858)	Minas Gerais (1 cidade), São Paulo (4 cidades), Santa Catarina (10 cidades)	Cerrado e Mata Atlântica	Casa, centro de reciclagem, colégio, comércio, fragmento florestal, parque e praça	Farneda et al., 2007; Morini et al., 2007; Pacheco; Vasconcelos, 2007; Iop et al., 2009; Munhae et al., 2009; Souza et al., 2012; Lutinski et al., 2013
	Ponerinae (‘*Pachycondyla*’ sp.) (1 espécie)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Melo et al., 2014
	Ponerinae (‘*Pachycondyla*’ sp.) (1 espécie)	Rio Grande do Sul (1 cidade)	Mata Atlântica	Hospital	Garcia et al., 2011
	Ponerinae (‘*Pachycondyla*’ sp.) (1 espécie)	Santa Catarina (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa e comércio	Farneda et al., 2007
	Ponerinae (‘*Pachycondyla*’ sp.) (1 espécie)	Santa Catarina (4 cidades)	Mata Atlântica	Centro de reciclagem, colégio, fragmento florestal e parque	Lutinski et al., 2013
	Ponerinae (‘*Pachycondyla*’ sp.) (1 espécie)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Dáttilo et al., 2011
	Ponerinae (‘*Pachycondyla*’ sp.) (1 espécie)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Hospital	Zarzuela et al., 2002
	Ponerinae (‘*Pachycondyla*’ sp.) (1 espécie)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Guimarães et al., 2013
	Ponerinae (‘*Pachycondyla*’ spp.) (2 espécies)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa	Kamura et al., 2007
	Ponerinae (‘*Pachycondyla*’ spp.) (2 espécies)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa	Piva; Campos, 2012

SUBFAMÍLIA	ESPÉCIE	ESTADO	BIOMA	HABITAT	AUTOR
	Ponerinae (*'Pachycondyla'* spp.) (3 espécies)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Ambiente urbano não especificado	Delabie et al., 1999
	Ponerinae (*'Pachycondyla'* spp.) (3 espécies)	Paraná (1 cidade)	Mata Atlântica	Casa e indústria	Oliveira; Campos-Farinha, 2005
	Rasopone arhuaca (Forel, 1901)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Melo et al., 2014
	Rasopone ferruginea (Smith, 1858)	Bahia (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Melo et al., 2014
	Thaumatomyrmex sp.	Bahia (3 cidades)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Melo et al., 2014
Proceratiinae	*Discothyrea sexarticulata* (Borgmeier, 1954)	São Paulo (1 cidade)	Mata Atlântica	Fragmento florestal	Morini et al., 2007

Observação: '*Pachycondyla*' spp. correspondem a diversos Ponerinae, antes da revisão de Schmidt; Shattuck (2014).

No Brasil, se destacam como formigas invasoras de ambientes urbanos: *Monomorium floricola* Jerdon, 1851, *Monomorium pharaonis* Linnaeus, 1758, *Paratrechina longicornis* Latreille, 1802, *Pheidole megacephala* Fabricius, 1793, *Solenopsis geminata* (Fabricius, 1804), *Solenopsis invicta* Buren, 1972, *Solenopsis saevissima* Smith, 1855, *Tapinoma melanocephalum* Fabricius, 1793, *Tetramorium bicarinatum* Nylander, 1846, *Tetramorium simillimum* Smith, 1851 e *Wasmannia auropunctata* Roger, 1863 (DELABIE, et al., 1995; MARQUES et al., 2002; OLIVEIRA; CAMPOS-FARINHA, 2005; KAMURA et al., 2007; PACHECO; VASCONCELOS, 2007; PESQUERO et al., 2008; MUNHAE et al., 2009; DÁTTILO et al., 2011; PIVA; CARVALHO-CAMPOS, 2012; MELO et al., 2014). Destas, somente as *Solenopsis* spp. e *W. auropunctata* são nativas, não havendo registro de espécies exóticas de formigas poneromorfas (exemplo: *Hypoponera punctatissima* (Roger, 1859) e *Hypoponera opacior* Forel, 1893) para as cidades brasileiras. Apesar de *H. punctatissima* e *H. opacior* serem introduzidas no Brasil, estarem presentes em ambientes antropizados, estas espécies não foram encontradas em ambiente urbano (DELABIE; BLARD, 2002; LUTINSKI et al., 2008) não podendo ser consideradas formigas sinantrópicas. Apesar de termos encontrado um grande número de espécies nativas de poneromorfas listadas para cidades do Brasil, não encontramos referências que afirmam que alguma das formigas listadas nesse levantamento possua hábitos sinantrópicos. Contudo, propomos que as espécies *E. edentatum*, *G. striatula*, *H. distinguenda*, *P. harpax* e *P. striata* sejam consideradas sinantrópicas, devido à grande variedade de habitats urbanos que são capazes de ocupar.

Referências

AGUILERA, F.; VALENZUELA, L. M.; BOTEQUILHALEITÃO, A. Landscape metrics in the analysis of urban land use patterns: A case study in a Spanish metropolitan area. **Landscape and Urban Planning**, 99: 226–238, 2011.

ALBERTI, M. The effects of urban patterns on ecosystem function. **International Regional Science Review**, 2: 168–192, 2005.

ANTONOV, I. A. Ant assemblages of two cities with different ecological conditions in Southern Cisbaikalia. **Russian Journal of Ecology**, 39: 454–456, 2008.

AQUINO, R. S. S.; SILVEIRA, S. S.; PESSOA, W. F. B.; RODRIGUES, A.; ANDRIOLI, J. L.; DELABIE, J. H. C.; FONTANA, R. Filamentous fungi vectored by ants (Hymenoptera: Formicidae) in a public hospital in north-eastern Brazil. **Journal of Hospital Infection**, 83: 200-204, 2012.

BUCZKOWSKI, G. Suburban sprawl: environmental features affect colony social and spatial structure in the black carpenter ant, Camponotus pennsylvanicus. **Ecological Entomology**, 36: 62–71, 2011.

BUCZKOWSKI, G.; RICHMOND, D. S. The Effect of Urbanization on Ant Abundance and Diversity: A Temporal Examination of Factors Affecting Biodiversity. **PLoS OneE**, 7: 1–9, 2012

BYRNE, L.B. Habitat structure: A fundamental concept and framework for urban soil ecology. **Urban Ecosystems**, 10: 255–274, 2007.

CANTONE, S.; CAMPOS, A. E. C. Diversity of Ponerinae ants (Hymenoptera: Formicidae) using urban areas for reproduction: their potential threat to human health. **Proceedings of the Eighth International Conference on Urban Pests**, 253-258, 2014.

CLARKE, K. M.; FISHER, B. L.; LEBUHN, G. The influence of urban park characteristics on ant (Hymenoptera, Formicidae) communities. **Urban Ecosystems**, 11: 317–334, 2008.

DÁTTILO, W.; SIBINEL, N.; FALCÃO, J. C. F.; NUNES, R. V. Ant fauna in a urban remnant of Atlantic Forest in the municipality of Marília, state of São Paulo, Brazil. **Bioscience Journal**, 27: 494-504, 2011.

DEARBORN, D. C.; KARK, S. Motivations for Conserving Urban Biodiversity. **Conservation Biology**, 24: 432-440, 2010.

DELABIE, J. H. C; NASCMENTO, I. C.; PACHECO, P.; CASIMIRO, A. B. Community structure of house-infesting ants (Hymenoptera: Formicidae) in Southern Bahia, Brazil. **Florida Entomologist**, 78: 264-270, 1995.

DELABIE, J. H. C; NASCIMENTO, I. C.; MARIANO, C. S. F. Importance de l'agricul ture cacaoyère pour le maintien de la biodiversité: étude comparée de la myrmecofaune de différents milieux du sud-est de Bahia, Brésil (Hymenotptera; Formicidae). **12th International Cocoa Research Conference**, 23-30, 1999.

DELABIE, J. H. C; BLARD F. The tramp ant *Hypoponera punctatissima* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae): new records from the Southern Hemisphere. **Neotropical Entomology**, 31: 149-151, 2002.

DELABIE, J. H. C.; CÉRÉGHINO, R.; GROC, S.; DEJEAN, A.; GIBERNAU, M.; CORBARA, B.; DEJEAN, A. Ants as biological indicators of Wayana Amerindian land use in French Guiana. **C. R. Biologies**, 332: 673–684, 2009.

DIEHL-FLEIG, E. Formigas invasoras: o caso da formiga argentina *Linepithema Humile* (Mayr 1868). **Acta Biologica Leopondensia**, 28:5-9, 2006.

FAETH, S. H.; BANG, C.; SAARI1, S. Urban biodiversity: patterns and mechanisms. **Annals of New York Academy of Sciences**, 1223: 69–81, 2011.

FARNEDA, F. Z.; LUTINSKI, J. A.; GARCIA, F. R. M. Comunidade de formigas (Hymenoptera: Formicidae) na área urbana do município de Pinhalzinho, Santa Catarina, Brasil. **Revista de Ciências Ambientais**, 1: 53-66, 2007.

FRIEDRICH, R.; PHILPOTT, S. M. Nest-site limitation and nesting resources of ants (Hymenoptera: Formicidae) in urban green spaces. **Environmental Entomology**, 38: 600-607, 2009.

GARCIA, F. R. M.; AHLERT, C. C.; FREITAS, B. R.; TRAUTMANN, M. M.; TANCREDO, S. P.; LUTINSKI, J. A. Ants (Hymenoptera: Formicidae) in five hospitals of Porto Alegre, Rio Grande do Sul State, Brazil. **Acta Scientiarum**, 33: 203-209, 2011.

GRIMM, N. B.; FAETH, S. H.; GOLUBIEWSKI, N. E.; REDMAN, C. L.; WU, J.; BAI, X.; BRIGGS, J. M. Global Change and the Ecology of Cities. **Science**, 319: 756-760, 2008.

GUÉRNARD, B.; CASAS, A. C.; DUNN, R. R. High diversity in an urban habitat: are some animal assemblages resilient to long-term anthropogenic change?. **Urban Ecosystems**, 1-15, 2014.

GUIMARÃES, M. V. A.; BENATI, K. R.; PERES, M. C. L.; DELABIE, J. H. C. Assembléia de formigas de serrapilheira em fragmentos florestais no município de Salvador, Bahia, Brasil. **Biociências**, 19: 1-9, 2013.

GUZMÁN-MENDOZA, R.; CASTAÑO-MENESES, G.; HERRERA-FUENTES, M. C. Variación espacial y temporal de la diversidad de hormigas en el Jardín Botánico del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, 81: 427-435, 2010.

HOLWAY, D. A.; SUAREZ, A. V. Homogenization of ant communities in Mediterranean California: The effects of urbanization and invasion. **Biological Conservation**, 127: 319–326, 2006.

IBGE – INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. 2012. Países. Acessado em 11/02/14. Disponível em http://www.ibge.gov.br/paisesat/

IOP, S.; CALDART, V. M.; LUTINSKI, J. A.; GRACIA, F. R. M. Formigas urbanas da cidade de Xanxerê, Santa Catarina, Brasil. **Biotemas**, 22: 55-64, 2009.

IVANOV, K.; KEIPER, J. Ant (Hymenoptera: Formicidae) diversity and community composition along sharp urban forest edges. **Biodiversity Conservation**, 19:3917–3933, 2010.

KAMURA, C. M.; MORINI, M. S. C.; FIGUEIREDO, C. J.; BUENO, O. C.; CAMPOS-FARINHA, A. E. C. Ant communities (Hymenoptera: Formicidae) in an urban ecosystem near the Atlantic Rainforest. **Brazilian Journal of Biology**, 67: 635-641.

KOWARIK, I. Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. **Environmental Pollution**, 159: 1974-1983, 2011.

KUMAR, D.; MISHRA, A. Ant community variation in urban and agricultural ecosystems in Vadodara District (Gujarat State), western India. **Asian Myrmecology**, 2: 85–93, 2008.

LESSARD, J. P.; BUDDLE, C. M. The effects of urbanization on ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) associated with the Molson Nature Reserve, Quebec. **Canadian Entomologist**, 137: 215-225, 2005.

LOPES, A. S. Comunidades de Formigas (Hymenoptera: Formicidae), em Área Urbana e em Área Rural da cidade de Sorocaba / SP. **Revista Eletrônica de Biologia**, 2: 32–46, 2009.

LUNDHOLM, J. T.; RICHARDSON, P. J. Habitat analogues for reconciliation ecology in urban and industrial environments. **Journal of Applied Ecology**, 47: 966–975, 2010.

LUTINSKI, J. A., GARCIA, F. R. M.; LUTINSKI, C. J.; IOP, S. Diversidade de formigas na Floresta Nacional de Chapecó, Santa Catarina, Brasil. **Ciência Rural**, 38: 1810-1816, 2008.

LUTINSKI, J. A.; LOPES, B. C.; MORAIS, A. B. B. Urban ant diversity (Hymenoptera: Formicidae) in tem cities of southern Brazil. **Biota Neotropical**, 13: 332-342, 2013.

MARQUES, A. P. C.; ALE-ROCHA, R.; RAFAEL, J. A. Levantamento de formigas (Hymenoptera: Formicidae) em residências de Manaus, estado do Amazonas, Brasil. **Acta Amazonica**, 32: 133-140, 2002.

MCINTYRE, N. E.; KNOWLES-YÁNEZ, K.; HOPE, D. Urban ecology as an interdisciplinary field: differences in the use of "urban" between the social and natural sciences. **Urban Ecosystems**, 4: 5-24, 2000.

MCINTYRE, N. E.; RANGO, J.; FAGAN, W. F.; FAETH, S. H. 2001. Ground arthropod community structure in a heterogeneous urban environment. **Landscape and Urban Planning**, 52: 257-274, 2000.

MCKINNEY, M. L. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. **BioScience**, 52: 883-890, 2002.

MCKINNEY, M. L. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. **Biological Conservation**, 127: 247–260, 2006.

MELO, T. S.; PERES, M. C. L.; CHAVARI, J. L.; BRESCOVIT, A. D.; DELABIE, J. H. C. Ants (Formicidae) and Spiders (Araneae) listed from the Metropolitan Region of Salvador, Brazil. **Check List**, 10: 355-365, 2014.

MENKE, S. B.; BOOTH, W.; DUNN, R. R.; SCHAL, C.; VARGO, E. L.; SILVERMAN, J. Is It Easy to Be Urban? Convergent Success in Urban Habitats among Lineages of a Widespread Native Ant. **Plos One**, 5: 1-9, 2010.

MENKE, S. B.; GUÉNARD, B.; SEXTON, J. O.; WEISER, M. D.; DUNN, R. R.; SILVERMAN, J. Urban areas may serve as habitat and corridors for dry-adapted, heat tolerant species; an example from ants. **Urban Ecosystems**, 14:135–163, 2011.

MORINI, M. S. C.; MUNHAE, C. B.; LEUNG, R.; CANDIANI, D. F. ; VOLTOLINI, J. C. Comunidades de formigas (Hymenoptera, Formicidae) em fragmentos de Mata Atlântica situados em áreas urbanizadas. **Iheringia**, 97: 246-252, 2007.

MUNHAE, C. B.; BUENO, Z. A. F. N.; MORINI, M. S. C.; SILVA, R. R. Composition of the Ant Fauna (Hymenoptera: Formicidae) in Public Squares in Southern Brazil. **Sociobiology**, 53: 455-472, 2009.

OLIVEIRA, M. F.; CAMPOS-FARINHA, A. E. C. Formigas urbanas do município de Maringá, PR, e suas implicações. **Arquivos do Instituto Biológico**, 72: 33-39, 2005.

ONU – ORGANIZAÇÃO DAS NAÇÕES UNIDAS. 2011. World Urbanization Prospects. Acessado em 11/02/14. Disponível em http://www.un.org/en/development/desa/population/

PACHECO, R.; VASCONCELOS, H. L. Invertebrate conservation in urban areas: Ants in the Brazilian Cerrado. **Landscape and Urban Planning**, 81: 193–199, 2007.

PASQUEIRO, M. A.; FILHO, J. E.; CARNEIRO L. C.; FEITOSA S. B.; OLIVEIRA, M. A. C.; QUINTANA, R. C. Formigas em Ambiente Hospitalar e seu Potencial como Transmissoras de Bactérias. **Neotropical Entomology**, 37: 472-477, 2008.

PECAREVIC, M.; DANOFF-BURG, J.; DUNN, R. R. Biodiversity on Broadway - Enigmatic Diversity of the Societies of Ants (Formicidae) on the Streets of New York City. **PLoS One**, 5: 1-8, 2010.

PICKETT, S. T. A.; CADENASSO, M. L. Advancing urban ecological studies: frameworks, concepts, and results from the Baltimore ecosystem study. **Austral Ecology**, 31: 114–125, 2006.

PIVA, A.; CAMPOS, A. E. C. Ant community structure (Hymenoptera: Formicidae) in two neighborhoods with different urban profiles in the city of São Paulo, Brazil. **Psyche**, 1: 1-8, 2012.

SANFORD, M. P.; MANLEY, P. N.; MURPHY, D. D. Effects of Urban Development on Ant Communities: Implications for Ecosystem Services and Management. **Conservation Biology**, 23: 131–141, 2009.

SATTLER, T.; DUELLI, P.; OBRIST, M. K.; ARLETTAZ, R.; MORETTI, M. Response of arthropod species richness and functional groups to urban habitat structure and management. **Landscape Ecology**, 25: 941–954, 2010.

SCHMIDT, C. A.; SHATTUCK, S. O. The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of ponerine ecology and behavior. **Zootaxa**, v. 3817, n. 1, p. 1–242, 2014. Disponível em: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24943802>.

SHOCHAT, E.; WARREN, P. S.; FAETH, S. H.; MCINTYRE, N. E.; HOPE, D. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, 21: 186-191, 2006.

SOARES, N. S.; ALMEIDA, L. O.; GONÇALVES, C. A.; MARCOLINO, M. T.; BONETTI, A. M. Levantamento da Diversidade de Formigas (Hymenoptera: Formicidae) na Região Urbana de Uberlândia, MG. **Neotropical Entomology**, 35: 324-328

SOUZA, D. R.; MUNHAE, C. B.; KAMURA, C. M; PORTERO, N. S.; MORINI M. S. C. Formigas em áreas urbanizadas da Serra do Itapeti. In: Morini, M.S.C.; Miranda, V. F. O. **Serra do Itapeti, Aspectos Históricos, Sociais e Naturalísticos**, p. 301-308, 2012.

TOENNISSON, T. A.; SANDERS, N. J.; KLINGEMAN, W. E.; VAIL, K. M. Influences on the Structure of Suburban Ant (Hymenoptera: Formicidae) Communities and the Abundance of Tapinoma sessile. **Environmental Entomology**, 40: 1397-1404, 2011.

UNO, S.; COTTON, J.; PHILPOTT, S. M. Diversity, abundance, and species composition of ants in urban green spaces. **Urban Ecosystems**, 13: 425–441, 2010.

VEPSALAINEN, K.; IKONEN, H.; KOIVULA, M. J. The structure of ant assemblages in an urban area of Helsinki, southern Finland. **Annales Zoologici Fennici**, 45: 109-127, 2008.

VITOUSEK, P. M.; MOONEY, H. A.; LUBCHENCO, J.; MELILLO, J. M. Human Domination of Earth's Ecosystems. **Science**, 277: 494-499, 1997.

WETTERER, J. K.; DUTRA, D. S. Ants on Sapling Cecropia in Forest and Urban Areas of Trinidad (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, 58: 17-22, 2011.

YAMAGUCHI, T. Influence of urbanization on ant distribution in parks of Tokyo and Chiba City, Japan. **Ecological Research**, 19: 209–216, 2004.

ZARZUELA, M. F. M.; RIBEIRO, M. C. C.; CAMPOS-FARINHA, A. E. C. Distribuição de formigas urbanas em um hospital da região sudeste do Brasil. **Arquivos do Instituto Biológico**, 69: 85-87, 2002.

22

Estudos biogeográficos sobre o gênero *Thaumatomyrmex* Mayr, 1887 (Ponerinae, Ponerini)

Benoit Jahyny, Hilda Susele Rodrigues Alves, Dominique Fresneau, Jacques H. C. Delabie

Resumo

O gênero *Thaumatomyrmex* é endêmico da Região Neotropical e sua distribuição continental se estende desde o México até o Sul do Brasil e ao norte da Argentina, com presença em várias ilhas do Caribe. Suas espécies vivem em ambientes variados como florestas úmidas tropicais, áreas periodicamente inundadas ou ainda ambientes secos, tais como Cerrado ou Caatinga. Suas colônias, que possuem provavelmente a menor população entre os membros da família Formicidae, se instalam em cavidades naturais que ocorrem no solo, na serapilheira ou na base de árvores. Elas se alimentam de Penicillata vivos (Myriapoda, Diplopoda), que são suas presas quase exclusivas. As operárias são distintas das de outros Ponerinae principalmente pela sua morfologia cefálica característica. Suas mandíbulas são extremamente compridas, finas e arqueadas, com três dentes compridos, afunilados, pontudos e recurvados. Para o estudo biogeográfico, nos referimos ao agrupamento de espécies que Kempf definiu em 1975 a partir de critérios morfológicos, os grupos *Cochlearis*, *Ferox* e *Mutilatus*. As espécies do grupo *Cochlearis* vivem nas ilhas das Grandes Antilhas; as espécies do grupo *Ferox* têm a distribuição mais ampla, praticamente em toda a Região Neotropical, entre os limites de 18°N (México) e 19°S (Brasil), desde o nível do mar a mais de 2.000 metros de altitude; as espécies do grupo *Mutilatus* têm uma distribuição limitada à America do Sul (Brasil, Argentina e Paraguai), com ocorrência desde o nível do mar até 1.000 m de altitude. Existem várias combinações de pares simpátricos de espécies no gênero *Thaumatomyrmex* e um habitat não parece comportar simultaneamente mais do que duas espécies do gênero. As simpatrias conhecidas consistem sempre de uma espécie grande e de outra menor e, provavelmente por isso, permitem sempre a cada uma o acesso diferenciado aos recursos alimentares e aos lugares de nidificação. A diferença de tamanho é, muito provavelmente, um dos fatores que permitem a coexistência das espécies, reduzindo a sobreposição de seus respectivos nichos. A casta "gine" foi descrita apenas recentemente e gines de diversas espécies estão presentes em algumas coleções. Em espécies em que falta a casta morfologicamente distinta da gine, a reprodução ocorre por meio de gamergates. Atualmente são conhecidas menos de uma dúzia de espécimes de gines de poucas espécies de *Thaumatomyrmex*,

JAHYNY, Benoit; ALVES, Hilda Susele Rodrigues; FRESNEAU, Dominique; DELABIE; Jacques H. C. Estudos biogeográficos sobre o gênero *Thaumatomyrmex* Mayr, 1887 (Ponerinae, Ponerini). In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 327-343.

todas pertencentes ao grupo *Ferox*, enquanto nos demais grupos (*Cochlearis* e *Mutilatus*) e a maioria dos táxons do grupo *Ferox*, as espécies se reproduzem através de gamergates ou inexiste informação sobre a existência de gine. Essa situação e a ampla distribuição latitudinal do grupo *Ferox* sugerem também que esse grupo (ou parte do mesmo) corresponde à linhagem mais basal do gênero. Uma vez que essas formigas possuem características muito peculiares de nidificação e alimentação com a baixa capacidade de dispersão das espécies onde as fêmeas aladas não existem, espera-se que as populações não respondam bem a mudanças climáticas, assim como a variações rápidas da qualidade de seu habitat. *Thaumatomyrmex* parece ser, assim, um modelo ideal para abordar estudos sobre a estrutura da biodiversidade neotropical e biomonitoramento.

Abstract

Biogeographic studies on the genus *Thaumatomyrmex* Mayr, 1887 (Ponerinae. Ponerini) - The genus *Thaumatomyrmex* is an endemic of the Neotropical Region, with a continental distribution that extends from Mexico to southern Brazil and northern Argentina, with an occurrence in several Caribbean islands. Its species live in several types of environment, such as tropical rainforests, periodically flooded areas or dry environments, such as savanna or semi-arid vegetation. Their colonies, with probably the smallest populations in the whole Formicidae family, settle in natural cavities that occur in soil, litter or at trees bases. They feed on live Penicillata (Myriapoda, Diplopoda), which are almost their exclusive prey. The workers are distinct from other Ponerinae, mainly due to their characteristic cephalic morphology. Their jaws are extremely long, thin and arched, with three long, tapered, pointed and curved teeth. The gyne morphotype was recently described and gynes of several species are conserved in some collections. In species lacking the morphologically distinct gyne, reproduction occurs by means of gamergates. For this biogeographic review, we refer to the grouping of species that Kempf defined in 1975 from morphological criteria, being the *Cochlearis, Ferox* and *Mutilatus* groups. The species of the *Cochlearis* group live in the islands of the Greater Antilles; the species of the *Ferox* group have wider distribution, occurring practically throughout the Neotropics, in the range of 18°N (Mexico) to 19°S (Brazil), from the sea level to over 2,000 meters altitude; the species of the *Mutilatus* group have their distribution limited to South America (Brazil, Argentina and Paraguay), between 03°S and 29°S, occurring from sea level up to 1,000 m altitude. There are several combinations of sympatric species pairs within this genus but one particular habitat does not seem to simultaneously support more than two species of the genus. Known sympatries always consist of a large species and another smaller one, which allows each of them differential access to food resources and nesting places. The size difference is, in fact, one of the factors that allow the species coexistence, reducing the overlap of their respective niches. Currently, less than a dozen specimens from a few species of *Thaumatomyrmex* are known from gynes, all of which belong to the *Ferox* group. In the other groups (*Cochlearis* and *Mutilatus*) and a majority of the taxa of the *Ferox* group, the species reproduce through gamergates or there is little information on the existence of gynes. This situation and the wide latitudinal distribution of the *Ferox* group also suggest that this group (or part of) is the most basal clade of the genus. Since these ants have very specific nesting and feeding characteristics, together with a low dispersion capacity for the species where winged females do not occur, it is expected that their populations would be severely impacted by climate changes and rapid alterations of their habitat quality. *Thaumatomyrmex* therefore seems then to be an ideal model for studies on the structure of Neotropical biodiversity and for biomonitoring.

Introdução

Thaumatomyrmex Mayr, 1887 (Ponerinae, Ponerini) é um gênero endêmico da Região Neotropical, cuja distribuição continental se estende desde o México até o Sul do Brasil e ao norte da Argentina, com presença em várias ilhas do Caribe (KEMPF 1975; BARONI URBANI; DE ANDRADE, 2003; JAHYNY et al., 2008). Suas espécies vivem desde o nível do mar até 2.000m de altitude e são encontradas em ambientes variados como florestas úmidas tropicais, áreas periodicamente inundadas ou ainda ambientes secos, tais como Cerrado ou Caatinga (JAHYNY et al., 2008, 2009). Este gênero de formiga de morfologia incomum (Figura 22.1) possui uma biologia muito peculiar (BRANDÃO et al., 1991; JAHYNY et al., 2008, 2009). Suas colônias, que possuem provavelmente as menores populações entre os membros da família Formicidae (Figura 22.2), se instalam em cavidades naturais como conchas de gastrópodes, cupinzeiros, ninhos de vespas em terra ou, ainda, casulos de mariposas, que ocorrem no solo, na serapilheira ou na base de árvores (Figura 22.3) (JAHYNY et al., 2002, 2008, 2009; JAHYNY, 2010). Elas se alimentam de Penicillata vivos (Myriapoda, Diplopoda) (Figura 22.4), que são suas presas quase exclusivas (BRANDÃO et al., 1991; JAHYNY et al., 2008, 2009; JAHYNY, 2010; RABELING et al., 2012).

As espécies do gênero *Thaumatomyrmex* são conhecidas principalmente pela casta operária. A gine [alada e que perdeu as asas] foi descrita apenas recentemente (VAZQUEZ et al., 2010), apesar de sua existência ser conhecida há muito tempo (D.R. SMITH, in litt., *In*: KEMPF, 1975) e de gines de várias espécies estarem presentes em algumas coleções (B.J. obs. pess.). No entanto, a casta morfologicamente distinta da gine é desconhecida na maioria das espécies de *Thaumatomyrmex,* nas quais a reprodução ocorre por meio de operárias fecundadas (JAHYNY et al., 2002), chamadas "gamergates" *sensu* Peeters; Crewe (1984).

O desenvolvimento e o uso do extrator de Winkler como técnica de coleta de formigas permitiram a captura de uma quantidade razoável de indivíduos de *Thaumatomyrmex* em diversas partes da Região Neotropical. Esta técnica de amostragem da fauna da serapilheira é agora amplamente utilizada em larga escala em toda a Região Neotropical em estudos de ecologia de comunidades ou mesmo simplesmente para inventariar a fauna. Esta técnica é reconhecida como especialmente eficiente para a captura das formigas da serapilheira (BESTELMEYER et al. 2000; PARR; CHOWN 2001; LONGINO et al., 2002. UNDERWOOD; FISHER, 2006), das quais fazem parte as *Thaumatomyrmex* (DELABIE et al., 2000; DELABIE et al., 2007a).

A biogeografia das formigas neotropicais, ainda incipiente (KUSNEZOV, 1963; LATTKE, 2003), foi estudada, sobretudo, em nível regional (LATTKE, 2003, 2007) ou em relação a um determinado táxon ou grupo de espécies (DELABIE et al., 1997, 2007b, 2011). Por ser relativamente bem distribuído na Região Neotropical, o gênero

FIGURA 22.1 – Cabeça de uma operária de *Thaumatomyrmex contumax* (Ilhéus, BA) (Microscopia Eletrônica de Varredura, M.C. Malherbes, Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée – LEEC, Universidade Paris XIII). Operária de *T. contumax*, Automontage

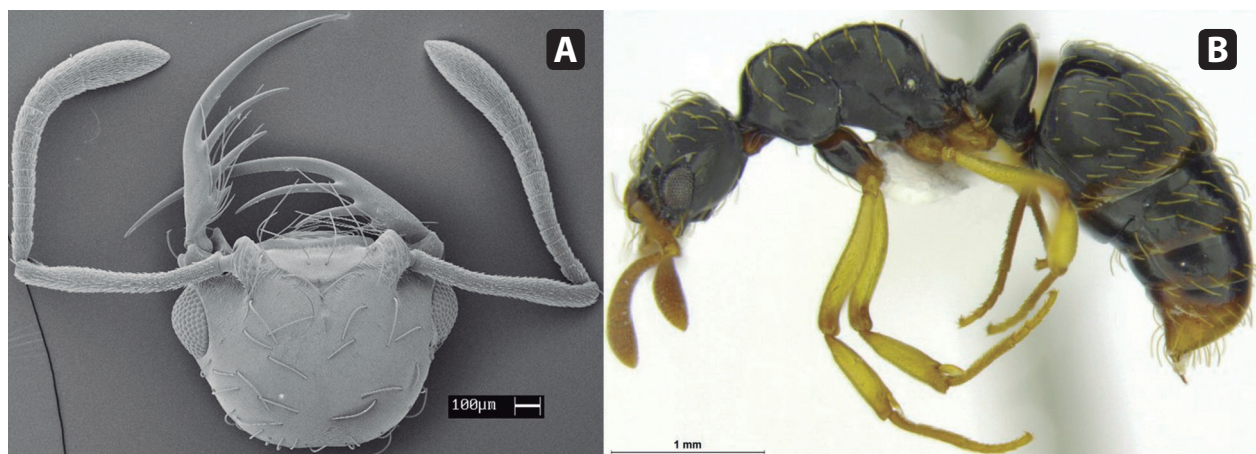



FIGURA 22.2 – População de uma colônia completa de *Thaumatomyrmex* sp.11 (3 fêmeas, 1 macho, 1 pupa, 2 larvas, 3 ovos), La Selva, Costa Rica

FIGURA 22.3 – Exemplos de sítios de nidificação de *Thaumatomyrmex* spp. em cavidades: a) casulos secos de Lepidoptera Limacodidae colados ao tronco de uma árvore (Foz do Iguaçu, PR), b) cupinzeiro terrícola (Rio Claro, SP), c) ninho de vespa solitária terrícola (Ilhéus, BA), d) concha do gastrópode terrestre *Megalobulimus gummatus* (Hidalgo, 1870) (Ilhéus, BA), e) Endocarpos de *Dipteryx panamensis* (Pittier) Record; Mell (Fabaceae) (Estacíon Biologica La Selva, Costa Rica)

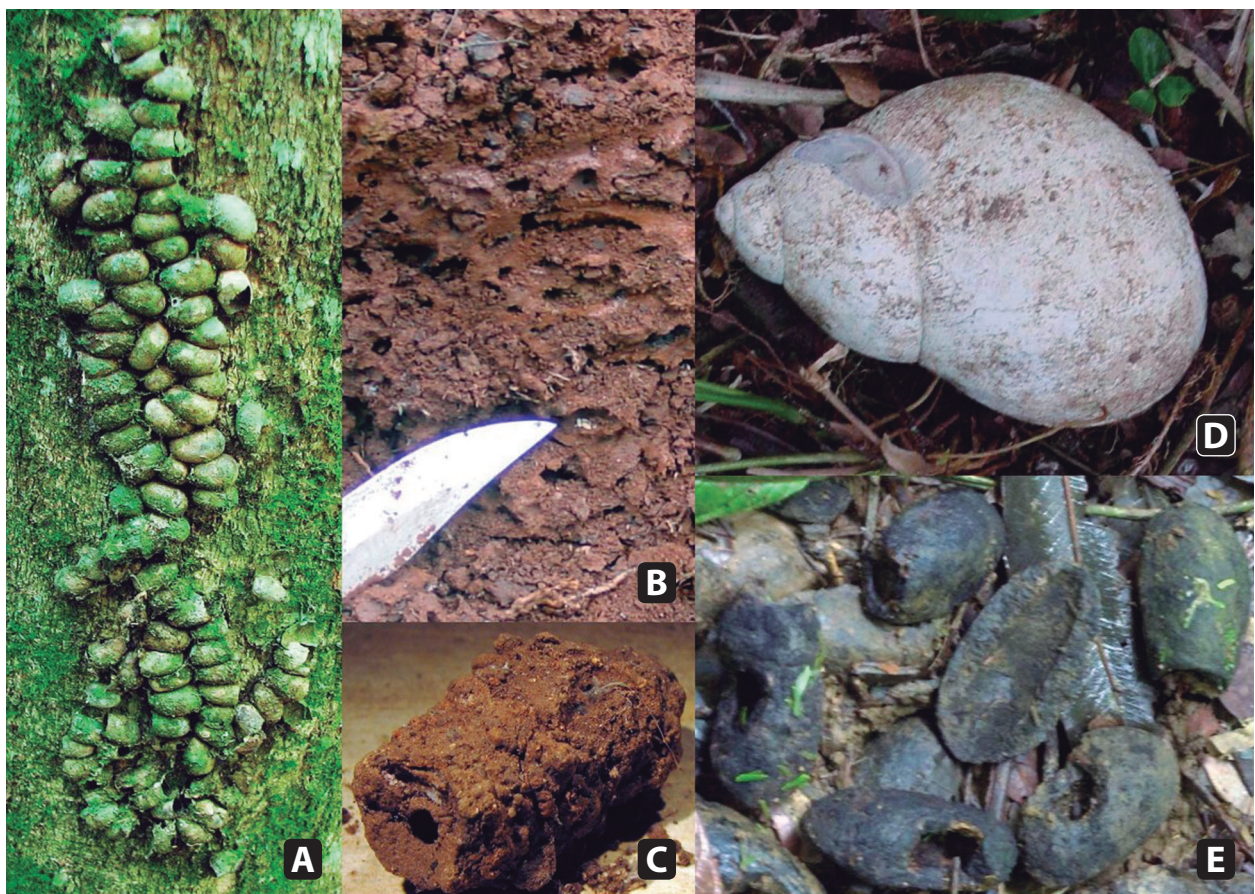
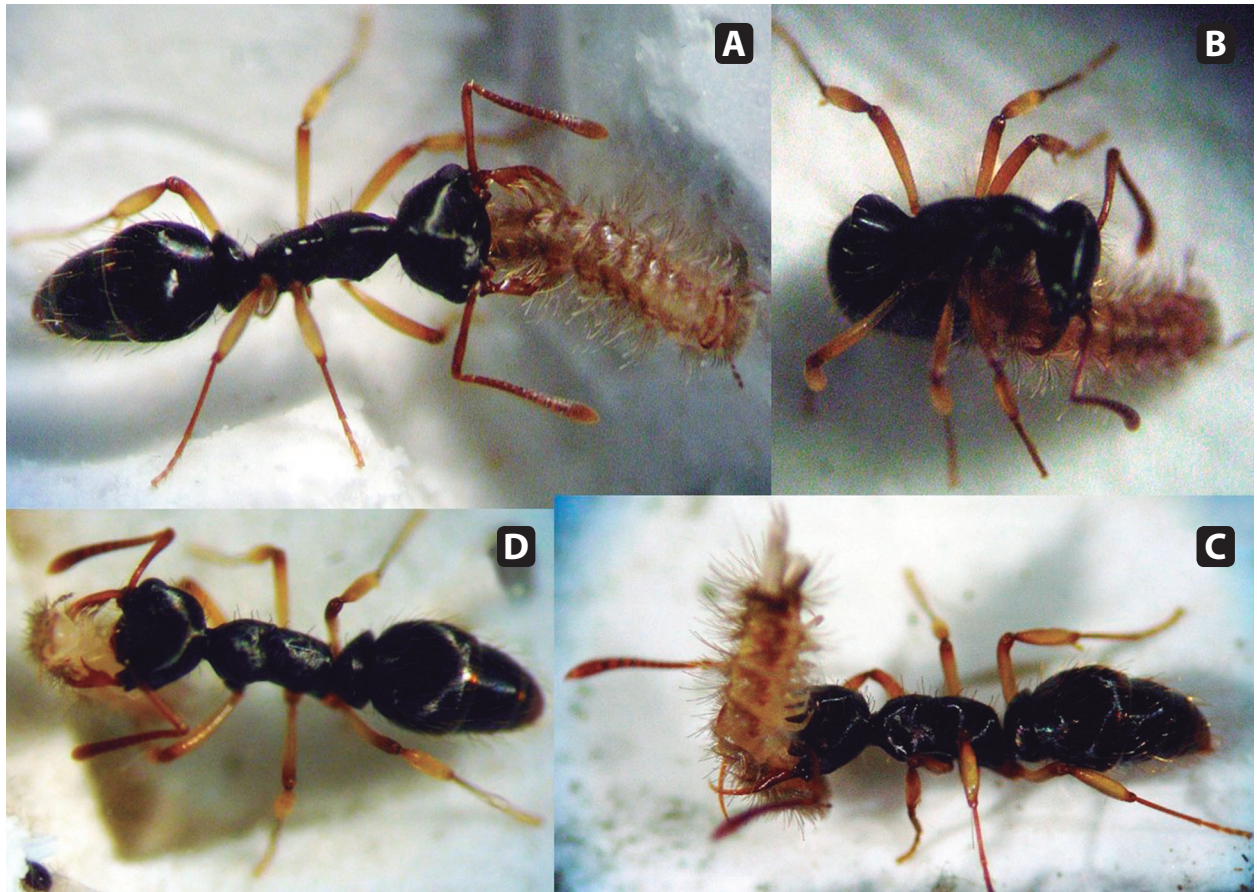



FIGURA 22.4 – Predação de um Penicillata (*Monographis tamoyoensis* Schubart, 1939; Polyxenida, Polyxenidae) por uma fêmea de *Thaumatomyrmex contumax* (Ilhéus, BA): a: captura; b: ferroada; c: transporte; d: inicio da sequência de retiradas do tricomas.

Thaumatomyrmex pode fornecer subsídios para a compreensão da evolução dos biomas desta região. Por exemplo, essas formigas se prestam à interpretação das consequências das oscilações paleoclimáticas do quaternário que refletiram nas fases alternadas de expansão e regressão de florestas úmidas (incluindo a Floresta Amazônica e a Mata Atlântica) e da vegetação aberta (Cerrado e Caatinga). Uma vez que essas formigas possuem características muito peculiares de nidificação e alimentação (BRANDÃO et al., 1991; JAHYNY et al., 2008, 2009; JAHYNY 2010), além de uma baixa capacidade de dispersão para a maioria das espécies (quando não existe a fêmea alada), espera-se que as populações dessas formigas respondam a variações climáticas amplas, assim como às mudanças rápidas da qualidade de seu habitat. *Thaumatomyrmex* parece ser, assim, um modelo ideal para abordar estudos sobre a formação da biodiversidade neotropical, ou em biomonitoramento a longo prazo.

Metodologia

Os dados de distribuição das espécies de *Thaumatomyrmex* que utilizamos resultam da compilação da literatura, do material visto pelos autores nas coleções CPDC, MZSP e INBio [ver EVENHUIS (2015) para a abreviação das coleções entomológicas indicadas neste trabalho] e de informações da Internet (AntWeb). Nos casos em que as informações relativas à localidade de coleta não tenham sido apropriadamente detalhadas na literatura ou nos rótulos, essas foram buscadas com o auxílio do GoogleEarth. Mapas de distribuição foram produzidos com o auxílio do software ArcGis 9.3. (ESRI 2009). A classificação dos climas segue Köppen (1936). Seguimos o agrupamento de espécies proposto por Kempf (1975), sendo que utilizamos as mesmas características definidas por esse autor para agrupar táxons encontrados ou descritos posteriormente nos grupos *Ferox*, *Mutilatus* e *Cochlearis*.

TABELA 22.I – Espécies descritas e não descritas do gênero *Thaumatomyrmex* Mayr, 1887, classificadas de acordo com os grupos definidos por KEMPF (1975), e sua distribuição por país baseada em dados de literatura e coleções museológicas

Nome do agrupamento de espécies	Espécie	Fonte das informações	Distribuição (país)
Grupo *Cochlearis*	*Thaumatomyrmex bariay* Fontenla Rizo, 1995	FONTENLA, RIZO 1995; BARONI URBANI; DE ANDRADE, 2003	Cuba
	Thaumatomyrmex cochlearis Creighton, 1928	CREIGHTON, 1928; KEMPF 1975; BARONI URBANI; DE ANDRADE, 2003	Cuba
	Thaumatomyrmex mandibularis Baroni Urbani; De Andrade, 2003	BARONI URBANI; DE ANDRADE, 2003	Cuba
	Thaumatomyrmex nageli Baroni Urbani; De Andrade, 2003	BARONI URBANI; DE ANDRADE, 2003	Cuba
	Thaumatomyrmex sp.12	AntWeb (casent0010674 – UCDC)	República Dominicana
	Thaumatomyrmex sp.13	AntWeb (casent0173033 – MCZC)	República Dominicana
Grupo *Mutilatus*	*Thaumatomyrmex contumax* Kempf, 1975	KEMPF, 1975; CPDC	Brasil
	Thaumatomyrmex mutilatus Mayr, 1887	MAYR, 1887; KEMPF, 1975, CPDC; MZUSP	Argentina, Brasil, Paraguai
Grupo *Ferox*	*Thaumatomyrmex atrox* Weber, 1939	WEBER, 1939; KEMPF, 1975; CPDC; INBio; MCZ; AntWeb (casent0010857 - UCDC); B. Guénard com. pers. 2008	Colômbia, Costa Rica, Guiana, Panama, Trinidad-e-Tobago (apenas na ilha de Trinidade), Venezuela
	Thaumatomyrmex ferox Mann, 1922	MANN, 1922; KEMPF, 1975;	Honduras
	Thaumatomyrmex manni Weber, 1939	WEBER, 1939; ; KEMPF 1975	Bolívia
	Thaumatomyrmex paludis Weber, 1942	WEBER, 1942; KEMPF, 1975; CPDC, H. Vasconcelos com. pers. 2005; Vasconcelos 2008; AntWeb (casent0173035 - MCZ)	Brasil, Venezuela
	Thaumatomyrmex soesilae Makhan, 2007	MAKHAN, 2007; CPDC	Brasil, Surinam
	Thaumatomyrmex zeteki Smith, M.R. 1944	SMITH, 1944; KEMPF 1975; CPDC	Colômbia, Panamá
	Thaumatomyrmex sp.1	CPDC	Brasil
	Thaumatomyrmex sp.2	CPDC	Brasil
	Thaumatomyrmex sp.3	CPDC; AntWeb (casent0102935 – BMNH);	Brasil, Granada, Guiana Francesa
	Thaumatomyrmex sp.4	AntWeb (casent0173031 – MCZC)	México
	Thaumatomyrmex sp.5	CPDC	Brasil
	Thaumatomyrmex sp.6	AntWeb (casent0178703 – MIZA)	Venezuela
	Thaumatomyrmex sp.7	CPDC	Guiana Francesa
	Thaumatomyrmex sp.8	CPDC	Brasil
	Thaumatomyrmex sp.9	CPDC	Colômbia
	Thaumatomyrmex sp.10	AntWeb (casent0010852 – UCDC)	Peru
	Thaumatomyrmex sp.11	CPDC, INBio, ALAS	Costa Rica, Nicaragua
	Thaumatomyrmex sp.11	CPDC, INBio, ALAS	Costa Rica, Nicarágua
	Thaumatomyrmex sp.14	<http://people.bu.edu/karitr/Species/Thaumatomyrmes%20 undetermined.html> (último acesso: 19/08/2008).	Equador
	Thaumatomyrmex cf. *ferox*	KEMPF, 1975 pp. 120-121	Belize
	Thaumatomyrmex sp.16	AntWeb (casent0178702 - MIZA)	Venezuela
	Thaumatomyrmex sp. *cf.* sp.1	CPDC	Brasil

Distribuição geográfica

Doze espécies são conhecidas até o momento e uma quinzena de táxons novos está à espera de ser descrita (Tabela 22.I). Estima-se que o gênero seja representado na realidade por cerca de trinta táxons atuais com sua ocorrência restrita à Região Neotropical.

Thaumatomyrmex é exclusivamente neotropical (*sensu* Morrone 2014), distribuído entre 22°N no Caribe (Cuba) ou 18°N no continente norte-americano (México) para os limites norte, a 29°S (Brasil) para seu limite sul, e encontra-se desde o nível do mar até altitudes superiores a 2.000 metros nas montanhas da Colômbia (JAHYNY et al., 2008). Espécies deste gênero já foram coletadas em todos os países latino-americanos, exceto El Salvador, Chile e Uruguai. Encontram-se também nas Grandes Antilhas, nas ilhas de Cuba e Hispaniola, assim como nas Pequenas Antilhas (Granada e Trinidad). O gênero *Thaumatomyrmex* faz parte dos 56 gêneros endêmicos da Região Neotropical (em 119 conhecidos, ou seja, 47%) (BOLTON et al., 2006; RABELING et al., 2008).

Thaumatomyrmex grupo *Cochlearis* (Tabela 22.I; Figura 22.5)

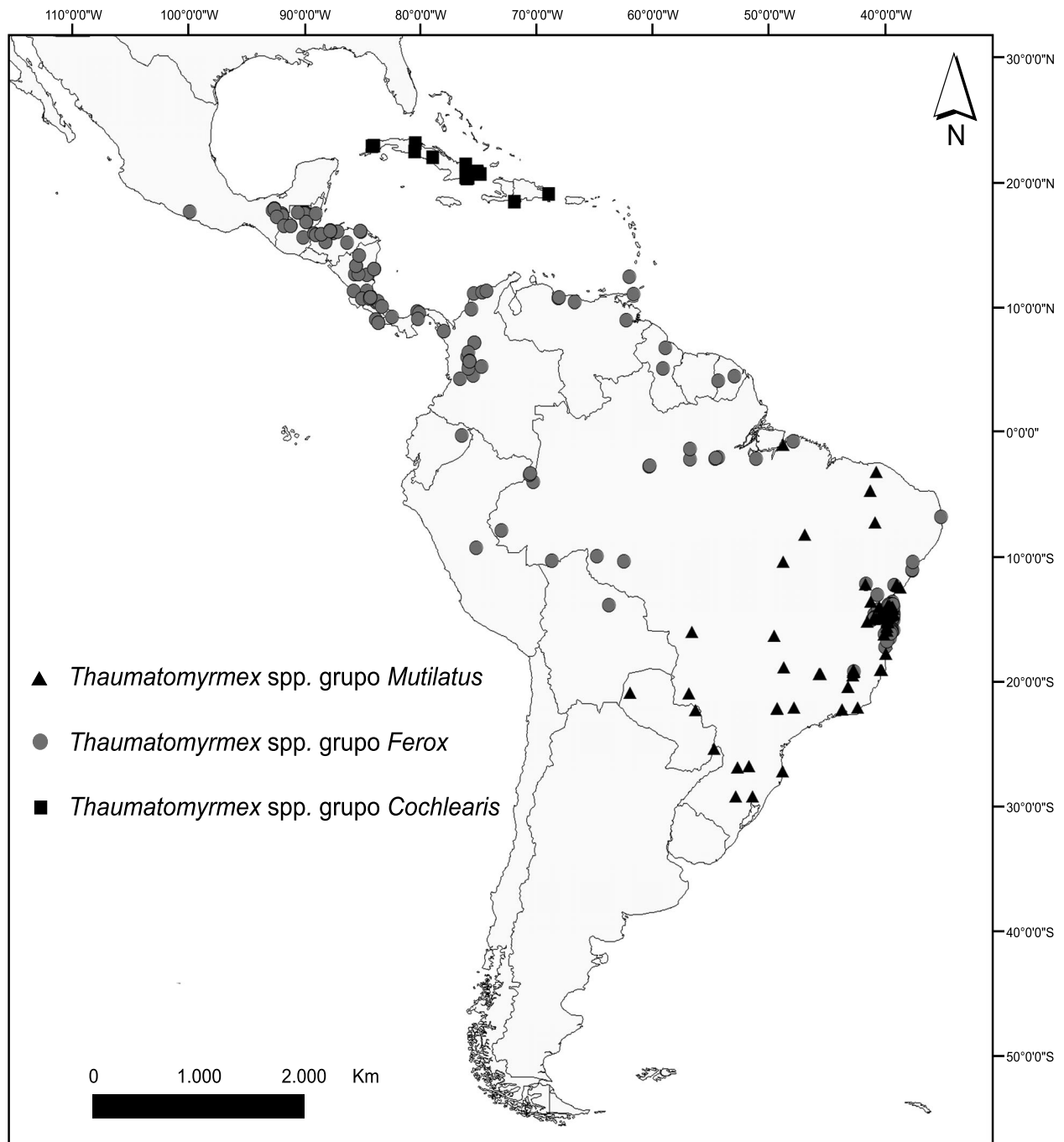
As quatro espécies formalmente descritas de *Thaumatomyrmex* do grupo *Cochlearis* vêm todas da ilha de Cuba (BARONI URBANI; DE ANDRADE, 2003). Exemplares de espécies não descritas e que também pertencem a esse grupo foram encontradas na República Dominicana na ilha Hispaniola (AntWeb (casent0010674 – UCDC); AntWeb (casent0173033 – MCZC)). Nenhuma espécie deste grupo foi coletada até agora no Arquipélago das Bahamas ou nas Pequenas Antilhas onde, no entanto, existem espécies do grupo *Ferox* nas ilhas mais próximas ao continente sul-americano como Granada e Trinidad (KEMPF 1975; Antweb (casent0102935 – BMNH)). As *Thaumatomyrmex* do grupo *Cochlearis* são, portanto, endêmicas das Grandes Antilhas. Duas espécies desse grupo (*Thaumatomyrmex mandibularis* Baroni Urbani; De Andrade, 2003 e *Thaumatomyrmex* sp.13) foram encontradas a mais de 800 metros de altitude, e os demais táxons vivem abaixo de 200 metros.

Thaumatomyrmex grupo *Mutilatus* (Tabela 22.I; Figura 22.5)

As duas espécies de *Thaumatomyrmex* do grupo *Mutilatus* têm uma distribuição restrita à América do Sul entre 03°S e 29°S, com ocorrência desde o nível do mar até 1.000 m de altitude. Essas formigas são conhecidas somente do Brasil, Argentina e Paraguai. No Brasil, elas foram coletadas nos estados da Bahia, Ceará, Espírito Santo, Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Pará, Pernambuco, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, São Paulo, Santa Catarina e Tocantins. Das espécies brasileiras do gênero, *Thaumatomyrmex contumax* Kemf, 1975 e *Thaumatomyrmex mutilatus* Mayr, 1887 são as únicas a viver na Caatinga, no Cerrado e no Pantanal, três biomas do tipo savana. Apesar de serem também encontradas em florestas úmidas, as espécies deste grupo parecem estar mais adaptadas a um clima árido e/ou áreas de vegetação aberta do que as outras espécies de *Thaumatomyrmex*. Sua cutícula, finamente estriada e menos brilhante do que as demais espécies do grupo *Ferox* é, talvez, uma forma de adaptação a este ambiente.

Thaumatomyrmex grupo *Ferox* (Tabela 22.I; Figura 22.5)

As espécies de *Thaumatomyrmex* do grupo *Ferox* têm uma distribuição estritamente Neotropical, sendo encontradas entre 18°N (México) e 19°S (Brasil), desde o nível do mar a mais de 2.000 metros de altitude. Espécimes já foram coletados no México e em todos os países da América Central, com a exceção de El Salvador. Na América do Sul já foram coletados na Colômbia, Venezuela, Guiana, Suriname, Guiana Francesa, Brasil (estados do Acre, Amazonas, Bahia, Minas Gerais, Pará, Paraíba, Rondônia e Sergipe), Equador, Peru e Bolívia. Estão presentes nas ilhas de Trinidad e Granada nas Pequenas Antilhas. Essas espécies distribuem-se em áreas onde o clima é Af ou Am (Classificação de Köppen: clima tropical úmido, sem estação seca ou clima tropical úmido com 1-3 meses secos, respectivamente), apenas alguns pontos de ocorrência estão situados numa região de clima Aw, no estado da Bahia. Essas espécies provavelmente não estão adaptadas a climas áridos e a vegetação aberta, ao contrário das espécies do grupo *Mutilatus*. A presença de populações de *Thaumatomyrmex* sp.1 em enclaves de floresta úmida no meio da Caatinga (=brejos do Nordeste) testemunha, sem dúvida, a expansão da floresta durante o período mais quente e úmido do Quaternário (ver TABARELLI; SANTOS 2004; PINHEIRO et al., 2007). Durante a regressão dessas florestas, ilhas de vegetação

FIGURA 22.5 – Distribuição conhecida dos três grupos de espécies do gênero *Thaumatomyrmex* Mayr, 1887

se mantiveram em áreas com micro-climas favoráveis, as quais podem ser consideradas refúgios para as espécies do bioma Mata Atlântica no meio da Caatinga (ver TABARELLI; SANTOS, 2004). Outros animais têm este tipo de distribuição descontínua, tais como alguns roedores (SOUSA et al., 2004). Com uma distribuição latitudinal que vai do México ao estado de Minas Gerais no Brasil, espécies do grupo *Ferox* representam possivelmente o grupo mais basal do gênero, mas somente estudos filogenéticos poderiam comprovar isso.

Na América do Sul, durante o Quaternário, os períodos frios e secos causaram uma expansão das áreas de savana para a região amazônica acompanhada por uma regressão e fragmentação da floresta úmida em áreas mais altas; estes períodos frios alternaram-se com períodos quentes e úmidos durante os quais a floresta úmida teria se expandido novamente enquanto a savana teria se recolhido. Populações disjuntas sobrevivendo nos refúgios teriam, então, se diferenciado por vicariância, tanto em refúgios de floresta úmida quanto de savana

mais seca, em função do período climático e conforme a "Teoria dos refúgios quaternários" (HAFFER, 1969; PRANCE, 1973; HAFFER, 1997; MAYLE et al., 2000; HAFFER; PRANCE, 2001; PENNINGTON et al., 2004; CARNAVAL; MORITZ, 2008; HAFFER, 2008). As mudanças cíclicas de clima-vegetação do final do Cenozoico são consideradas por alguns como um dos principais fatores que levaram ao processo de especiação e diversificação das espécies de florestas e savanas tropicais da América do Sul (PENNINGTON et al., 2004; HAFFER, 2008). Mesmo se as mudanças climáticas cíclicas do Quaternário e, consequentemente, da vegetação, não tenham significativamente contribuído para a diversidade do gênero *Thaumatomyrmex*, elas tiveram certamente uma grande influência sobre a distribuição moderna das espécies. Isto pode também ter acontecido na ilha de Cuba onde os acontecimentos climáticos do Quaternário em alguns momentos isolaram ou limitaram as conexões entre as diferentes regiões da ilha por causa de inundações (ITURRALDE-VINENT, 2005).

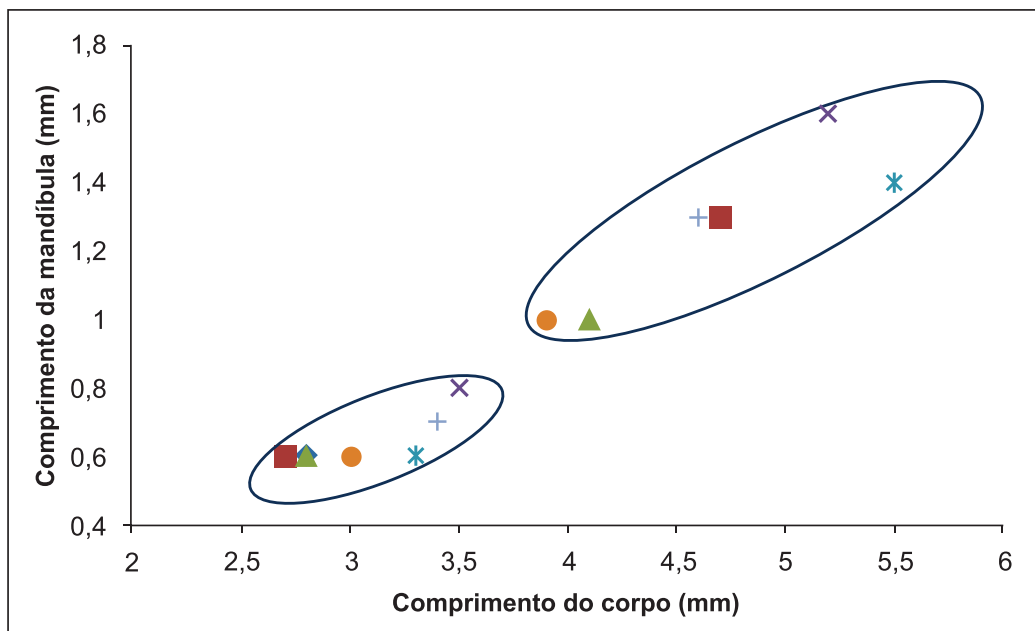
Organização simpátrica de algumas espécies de *Thaumatomyrmex*

O estudo da distribuição das espécies permitiu destacar um fenômeno notável quanto à distribuição das espécies do gênero *Thaumatomyrmex* que, muitas vezes, são encontradas em pares simpátricos. O fato de que elas são, *a priori*, todas especializadas num único tipo de presas, os Diplopoda Penicillata, que não são muito diversificados morfologicamente, deve limitar suas possibilidades de ocupação dos estratos disponíveis no mesmo habitat. Procurou-se identificar algumas características destas espécies simpátricas e um sucinto estudo biométrico das espécies encontradas em simpátria foi realizado (isso não inclui espécies de *Thaumatomyrmex* do grupo *Cochlearis* para as quais não há dados disponíveis) (Tabela 22.II, Figura 22.6).

Existem várias combinações de pares de espécies simpátricas no gênero *Thaumatomyrmex*. Um determinado habitat não parece comportar mais do que duas espécies do gênero. Algumas características fazem dessas formigas modelos interessantes e simples para estudar essas simpatrias: são poucas espécies envolvidas; os ecossistemas implicados são bastante diversos; todas elas possuem provavelmente uma dieta similar baseada em Penicillata que são suas presas habituais. Como tal, elas formam a guilda de formigas predadoras especialistas de Penicillata. Estes Diplopoda possuem uma forma tubular em todos os estágios da sua vida, seu tamanho aumenta progressivamente até

TABELA 22.II – Algumas características biométricas dos pares de espécies simpátricas. Medidas e índices determinados a partir de um único indivíduo: TL: comprimento do corpo - HF: forma da cápsula cefálica (Q: Quadrada - A: Alongada (retangular) - T: Trapezoídeal (mais larga na frente)) - ML/HW: comprimento das mandíbulas em relação à largura da cabeça (NU: não ultrapassa o ângulo anterolateral da cabeça - U: ultrapassa o ângulo anterolateral da cabeça - HW: largura da cabeça na frente aos olhos - ML: comprimento mandibular - RTL: razão (TL espécie grande / TL espécie pequena) - RHW: razão (HW espécie grande / HW espécie pequena) - RML: razão (ML espécie grande / ML espécie pequena)

Pequena/Grande espécies – localidade	Pequena espécie					Grande espécie					RTL	RHW	RML
	TL (mm)	HF	ML/HW	HW (mm)	ML (mm)	TL (mm)	HF	ML/HW	HW (mm)	ML (mm)			
Thaumatomyrmex sp.1 - *T. contumax* - Brasil (CEPLAC, Ilhéus-BA)	2,8	Q	NU	0,6	0,6	4,7	T	U	1,1	1,3	1,7	1,9	2,3
Thaumatomyrmex sp.2 - *T. contumax* - Brasil (Itacaré-BA)	2,7	A	NU	0,5	0,6	4,7	T	U	1,1	1,3	1,7	2,1	2,2
Thaumatomyrmex sp.1 - *T. mutilatus* - Brasil (Serra Campo Formoso ou Olho D'água-Itambé-BA)	2,8	Q	NU	0,6	0,6	4,1	Q	NU	1,0	1,0	1,5	1,8	1,8
T. mutilatus - *T. contumax* - Brasil (Olivença, Ilhéus-BA)	3,4	Q	NU	0,7	0,7	4,6	T	U	1,2	1,3	1,4	1,7	1,8
Thaumatomyrmex sp.11 - *T. atrox* - Costa Rica (Estación Biológica La Selva-Heredia)	3,5	Q	NU	0,8	0,8	5,2	T	U	1,4	1,6	1,5	1,9	2,1
T. zeteki - *T. atrox* – Panama (Barro Colorado)	3,3	Q	NU	0,7	0,6	5,5	T	U	1,3	1,4	1,7	2,0	2,2

FIGURA 22.6 – Relações alométricas entre os pares de espécies simpátricas no gênero *Thaumatomyrmex*. Os dados foram retirados da Tabela 22.II. As elipses delimitam separadamente as espécies de tamanhos pequeno e grande dos diferentes pares, respectivamente. Cada par é indicado pelo mesmo símbolo

a idade adulta (onde atingem cerca de 5 mm) e vivem em todos os estratos desde o solo até o dossel. O comprimento do corpo das *Thaumatomyrmex*, o das suas mandíbulas, além da largura da cabeça à frente dos olhos, são provavelmente determinantes na sua capacidade e eficácia para caçar os Penicillata de dada faixa de tamanho. Duas espécies de *Thaumatomyrmex* de mesmo tamanho dificilmente coexistiriam uma vez que iriam competir pelo mesmo tipo de recurso (por exemplo, Penicillata da mesma faixa de tamanho) ou locais de nidificação. As simpatrias conhecidas entre espécies de *Thaumatomyrmex* consistem sempre de uma espécie grande e de outra menor e, por isso, permitem a cada uma o acesso diferenciado aos recursos alimentares e aos locais de nidificação. Dados de coleta de ninhos e dados de criação de colônias no laboratório de duas espécies simpátricas, *Thaumatomyrmex* sp.1, a menor, e *T. contumax*, a maior, indicam que *Thaumatomyrmex* sp.1 dificilmente consegue predar os Penicillata de um tamanho maior do que o dela e não utiliza conchas de Gastropoda de maior tamanho para nidificar, ao contrário de *T. contumax* que caça facilmente estes Penicillata grandes e não utiliza as conchas pequenas (JAHYNY, 2010). A diferença de tamanho é, muito possivelmente, um dos fatores que permitem a coexistência das espécies, reduzindo a sobreposição de seus respectivos nichos (WILSON, 1975). No caso de espécies filogeneticamente próximas, esse deslocamento de caracteres entre pares de espécies aumenta ainda a incompatibilidade sexual entre ambas e, assim, reduz a probabilidade de interações reprodutivas que representam um dos principais problemas para a coexistência de dois táxons aparentados (ver PFENNIG; PFENNIG 2009). Esse deslocamento de caracteres tem, assim, a propriedade de reduzir a probabilidade de ocorrer acasalamentos interespecíficos e hibridização, além de limitar a competição por recursos; ele pode ser de origem morfológica, ecológica, fisiológica ou comportamental (BROWN; WILSON, 1956; PFENNIG; PFENNIG, 2009). Este fenômeno encontra todo seu significado com a espécie *T. mutilatus* que, encontrada em simpatria com uma espécie maior, *T. contumax*, possui um tamanho menor do que quando encontrada em simpatria com uma espécie menor, *Thaumatomyrmex* sp.1. Além disso, vários casos de parapatria entre espécies de tamanhos equivalentes foram registrados no Brasil. Isto inclui tanto espécies presentes em áreas de mata contínua quanto nos fragmentos de mata distintos. Porém, em muitos casos, os dados de coleta são imprecisos e, por isso, novas coletas seriam necessárias para definir melhor os limites de distribuição de cada espécie.

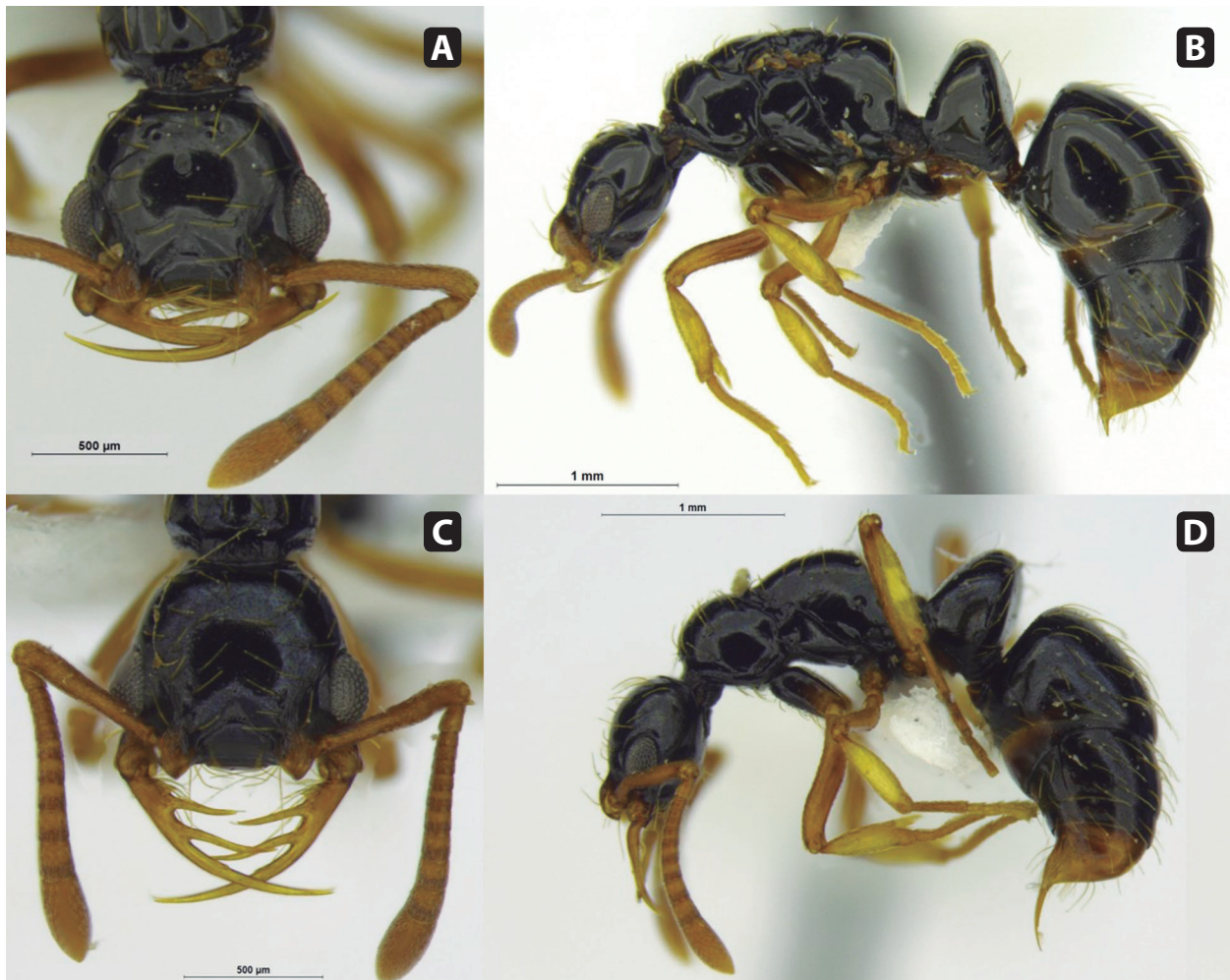
A coexistência de espécies que pertencem à mesma guilda, em geral, está baseada na diferenciação morfológica ligada ao tamanho do corpo ou de estruturas em conexão com a utilização do recurso na qual a guilda está baseada (HUTCHINSON, 1959). Esta diferenciação morfológica pode ser quantificada para espécies simpátricas potencialmente em competição, pela determinação do tamanho do corpo ou por características morfológicas relacionadas com a obtenção de alimentos (HUTCHINSON, 1959). Os resultados aqui apresentados são uma reminiscência da sugestão de Hutchinson (1959) segundo a qual, pares de espécies simpátricas muitas vezes diferem fortemente em tamanho. Hutchinson (1959) chegou a sugerir uma razão de tamanho mínimo de aproximadamente 1,3 que permitiria que duas espécies co-ocorressem em diferentes nichos, mas no mesmo nível da cadeia alimentar. Esse valor é amplamente ultrapassado nas simpatrias observadas no gênero *Thaumatomyrmex* (Tabela 22.II). As espécies de *Thaumatomyrmex* poderiam representar um dos raros casos conhecidos de similaridade limitante em formigas (ver FOITZIK; HEINZE, 1999) e até em insetos (ver PEARSON, 1980). A similaridade limitante é um conceito da ecologia teórica e ecologia de comunidades que propõe a existência de um nível máximo de sobreposição de nicho entre duas espécies permitindo uma coexistência contínua. A competição é normalmente menos intensa quanto maior é a diferença fenotípica. As espécies de *Thaumatomyrmex* de tamanho maior, frequentemente, possuem uma cabeça trapezoidal, alargada na frente, enquanto as espécies pequenas têm sua cápsula cefálica tão comprida quanto larga. Foi encontrada uma correlação significativa positiva entre a razão (comprimento / largura da cápsula cefálica) e o tamanho do corpo sem a cabeça (coeficiente de correlação de Pearson = 0,53; p = 0,0001). A relação entre a morfologia de uma espécie e o tipo predominante de presa precisa ainda ser definida, a fim de compreendermos em maiores detalhes as relações entre espécies simpátricas através da morfologia.

Distribuição diferenciada das espécies de *Thaumatomyrmex* com gamergates e com gines

Doze espécies do gênero *Thaumatomyrmex* foram descritas, mas o gênero pode contar cerca de trinta espécies (JAHYNY et al., 2008; B. JAHYNY obs. pess.). A descrição das fêmeas era baseada unicamente em operárias até a descrição recente de uma gine identificada como *Thaumatomyrmex ferox* Mann, 1922 (VAZQUEZ et al., 2010). Até onde sabemos, existem em coleções mirmecológicas 11 espécimes de gines de pelo menos duas espécies diferentes de *Thaumatomyrmex* (Tabela 22.III, Figura 22.8), e o registro mais antigo foi mencionado por Kempf, em 1975 (D.R. SMITH, in litt.). Uma destas espécies com gine já é conhecida: *Thaumatomyrmex zeteki* M.R. SMITH, 1944; a outra é uma espécie ainda não descrita do oeste do Brasil depositada na coleção CPDC (*Thaumatomyrmex* sp.8). Gines e operárias de *Thaumatomyrmex* sp.8 (Figura 22.7) foram coletadas nas mesmas localidades em seis oportunidades. Suspeita-se que a gine observada por Vazquez et al. (2010) pertença à espécie *Thaumatomyrmex zeteki*, e não à *Thaumatomyrmex ferox,* em razão de suas características morfológicas, e por ter sido coletada no Panamá onde outras gines de *T. zeteki* já foram encontradas (coleção CPDC). Além destes dados, na página *antweb.org*, existem imagens de uma gine e de uma operária, provavelmente de uma mesma espécie ainda não identificada. Esses indivíduos encontram-se na coleção CASC, sem nenhuma informação de coleta (AntWeb - casent0006627 e casent0006628).

A coleta de ninhos sugere que o morfotipo gine é ausente em pelo menos sete espécies de *Thaumatomyrmex*: *Thaumatomyrmex atrox* Weber, 1939 (Panamá - Jonathan Shik com. pess. 2006), *T. ferox* (KEMPF, 1975), *Thaumatomyrmex* sp.1 (Brasil - JAHYNY, 2010), *Thaumatomyrmex* sp.2 (Brasil - JAHYNY, 2010), *Thaumatomyrmex* sp.11 (Costa Rica - JAHYNY, 2010), *T. contumax* (Brasil - JAHYNY, 2010) e *T. mutilatus* (Brasil - JAHYNY, 2010). A dissecação de operárias coletadas em vários ninhos das cinco últimas espécies citadas mostrou que, dentro de cada colônia, pelo menos uma fêmea era fecundada e possuia a espermateca repleta de espermatozoides, ovaríolos com ovócitos em desenvolvimento e corpos amarelos, indicando que uma possível oviposição ocorreu. Estas espécies adotaram uma estratégia de reprodução através de “gamergates” (JAHYNY, 2010).

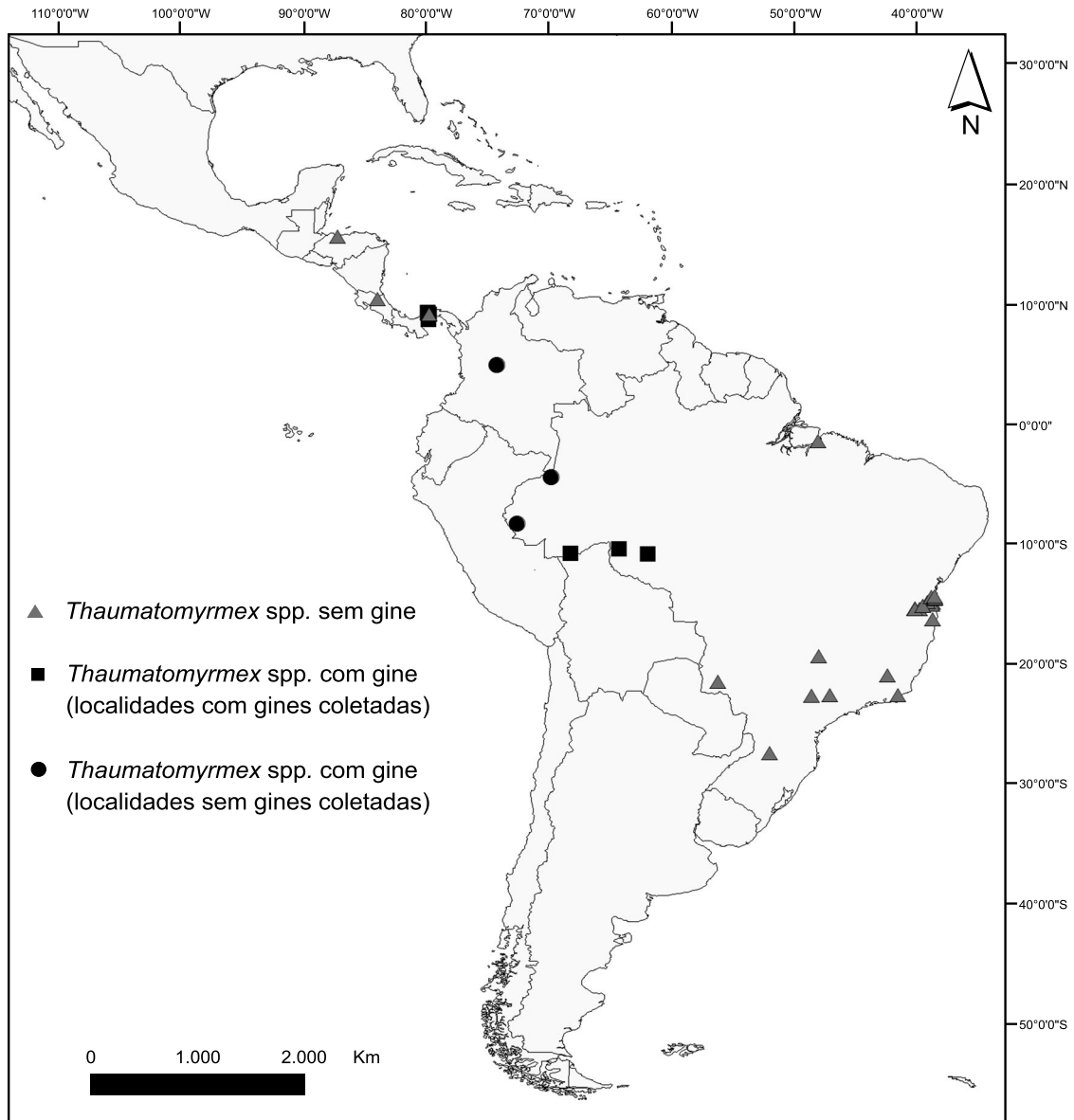
Sete gines de *T. zeteki* foram coletadas em três áreas de florestas tropicais pluviais no Panamá (Tabela 22.III). Esta espécie também está presente na província de Cundinamarca na Colômbia (KEMPF 1975). Três gines de *Thaumatomyrmex* sp.8 foram encontradas no bioma amazônico (Tabela 22.III - Figura 22.7). Uma das gines foi capturada em uma

FIGURA 22.7 – Gine que perdeu as asas (a,b) e operária (c,d) de *Thaumatomyrmex* sp.8, cabeça em vista frontal (a,c) e vista lateral (b,d) (ESTEX-CEPLAC, Ouro Preto do Oeste, Rondônia); Estereomicroscópio LEICA M165C, Automontage, imagem: Odair Rodrigues. Fontes, CPDC

armadilha de queda; ela estava provavelmente forageando na serrapilheira em busca de alguma presa ou de um sítio de nidificação.

Gines aladas, energeticamente mais custosas de se produzir do que as operárias, são consideradas a forma de dispersão a longa distância, enquanto uma estratégia de reprodução com gamergates implica uma dispersão a curta distância, via fissão da colônia. Nesse caso, algumas operárias se separam do "ninho-mãe" para fundar uma nova colônia (ver PEETERS, 2012). Fatores ambientais (clima e tipo de vegetação) poderiam ter influência nas estratégias reprodutivas de uma espécie (colônias com gines ou com gamergates). No caso das *Thaumatomyrmex*, as gines das espécies com gines foram todas coletadas em área de floresta tropical pluvial. As espécies sem gine foram tanto encontradas em florestas tropicais pluviais quanto em áreas de vegetação mais aberta com clima semiárido como o Cerrado e a Caatinga, às quais elas estão bem adaptadas. Dados adicionais de coleta serão necessários para desvendar a exata influência dos fatores ambientais sobre a diferenciação dessas espécies.

Hipótese biogeográfica sobre a radiação específica no gênero *Thaumatomyrmex*

Como para as demais formigas (PEETERS, 2012), a presença de gine é uma característica plesiomórfica da subfamília Ponerinae, enquanto a condição presença de gamergates é apomórfica. Apesar do raro material biológico disponível, temos evidências que as poucas espécies de *Thaumatomyrmex* com gines pertencem todas ao grupo *Ferox*, enquanto para os demais grupos (*Cochlearis* e *Mutilatus*) e provavelmente para a maioria dos táxons do grupo *Ferox*, as espécies

FIGURA 22.8 – Distribuição das espécies do gênero *Thaumatomyrmex* Mayr, 1887 sem gine e com gines

se reproduzem através da casta operária. Como já apontado, a ampla distribuição latitudinal do grupo *Ferox,* que vai do México ao estado de Minas Gerais no Brasil, sugere também que esse grupo (ou parte do mesmo) corresponde à linhagem mais basal do gênero. Isso indica, então, que o ancestral comum a todas as espécies atuais de *Thaumatomyrmex* tenha se originado na América Central ou no noroeste da Bacia Amazônica. Esta área coincide com a do gênero *Belonopelta* Mayr, 1870, que é um forte candidato a ser o grupo irmão de *Thaumatomyrmex* em estudos filogenéticos (ver SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Essa mesma região extrapola um pouco os limites para o sul e o leste daquela que Lattke (2003) caracteriza, e que é uma zona com grande endemicidade de Formicidae, onde se destacam os gêneros *Lenomyrmex* Fernández; Palacio, 1999 e *Protalaridris* Brown, 1980, e que corresponde às províncias Ocidente do Istmo do Panamá, Chocó, Magdalena, Cauca e Ocidente do Equador (MORRONE, 2001; LATTKE, 2003).

A origem monofilética das *Thaumatomyrmex* com gamergates é somente uma hipótese de trabalho nas condições de conhecimento atuais, mas poderia ser confirmada com o uso de ferramentas filogenéticas, além de mais informações sobre a biologia dessas formigas. Em razão de sua ampla distribuição e da quantidade de espécies com ou sem gamergates, a monofilia do grupo *Ferox* é bastante incerta. No entanto, se a origem das gamergates se deu

TABELA 22.III – Dados de coleta das espécies de *Thaumatomyrmex* com gines

Espécie	País	Localidade e data de coleta	Técnica de coleta	Número de gines coletadas	Número de operárias coletadas	Fonte das informações
Thaumatomyrmex zeteki M.R. SMITH, 1944	Panamá	Ilha de Barro Colorado	?	1	0	KEMPF 1975
		Colon – San Lourenzo Forest – 30/12/2004	extrator Winkler	5	11	CPDC
		Cerro Campana – 05/06/1995	extrator Winkler	1	1	VAZQUEZ et al., 2010
Thaumatomyrmex sp. não identificada	?	?	?	1	1	Antweb casent0006627 e casent0006628 – CASC
Thaumatomyrmex sp.8 (CPDC)	Brasil	Amazonas - Benjamin Constant - Proj. BioBrasil/ GEF/UNEP	?	0	8	CPDC
		Rondônia – Município Ouro Preto do Oeste - Estex (Estação da Ceplac) - cacaual - 13/03/1998	extrator Winkler	1	1	CPDC
		Rondônia - Nova Mamoré - Parque Estadual Guajará Mirim - 02/02/1998	armadilha de queda (*pitfall traps*)	1	0	CPDC
		Acre - Porto Walter - 05/02-17/04/1997	?	0	1	CPDC
	Brasil	Acre - RESEX Chico Mendes Xapuri - 14/10/2008	extrator Winkler	1	1	Lacau S. com. pess.

numa população a partir da qual as espécies sem gamergates atuais do grupo *Ferox* se diferenciaram, hipotetiza-se que: 1) as populações encontradas na parte leste do território brasileiro derivam de uma colonização relativamente recente; 2) o atual grupo *Cochlearis* deriva da colonização das Grandes Antilhas por algum ancestral com gamergates do grupo *Ferox* e o grupo *Cochlearis* é muito provavelmente monofilético. Quanto ao grupo continental *Mutilatus*, as características morfológicas de suas espécies e sua distribuição relativamente limitada ao leste do Brasil até a Argentina e o Paraguai sugerem também sua monofilia e uma radiação no Cerrado e na Mata Atlântica.

A ocorrência de fêmeas reprodutoras sem asas é uma convergência entre espécies de vários gêneros e de várias subfamílias de Formicidae, portanto, as ligações com os parâmetros ecológicos e história de vida são múltiplas e variadas (PEETERS, 2012). Há pouco consenso na literatura sobre quais fatores ambientais favorecem uma fundação independente de colônia (principalmente via gines aladas) ou uma fundação dependente (o caso de espécies com gamergates) (PEETERS, 2012). O estudo do comportamento alimentar de várias espécies de *Thaumatomyrmex* indica que essas formigas têm como presas quase exclusivas os Penicillata (BRANDÃO et al., 1991; JAHYNY et al., 2008, 2009; JAHYNY, 2010; RABELING et al., 2012), que podem ser localmente muito abundantes e para as quais as *Thaumatomyrmex* não têm competidor conhecido na Região Neotropical, da qual são endêmicas. As mandíbulas das *Thaumatomyrmex* não permitem a excavação, e todos os ninhos coletados foram encontrados em cavidades naturais (JAHYNY, 2010). Todas as colônias coletadas de várias espécies tinham poucas fêmeas por ninho, menos de cinco em geral (JAHYNY, 2010). Provavelmente, a maioria das *Thaumatomyrmex* têm em comum estas três características: predação de Penicillata, nidificação em cavidades naturais e colônias muito pequenas. Com isso, o gênero *Thaumatomyrmex* se torna um modelo muito particular e interessante para analisar a evolução das estratégias de reprodução que poderiam ser estudadas com a adição de informações sobre sua distribuição, ecologia e comportamento, assim como através de uma filogenia do gênero.

Referências

AntWeb. Disponível em: <http://www.antweb.org>. Acesso em: 9 de março 2015

BARONI URBANI, C.; DE ANDRADE, M. L. The ant genus *Thaumatomyrmex* in Cuba (Hymenoptera: Formicidae) with description of two new species. **Mittheilungen der Schweizer Entomologischen Gesellschaft**, v. 76, p. 263-277, 2003.

BESTELMEYER, B. T., AGOSTI, D., ALONSO, L. E., BRANDÃO, C. R. F., BROWN JR., W. L., DELABIE, J. H. C.; SILVESTRE, R. Field techniques for the study of ground-living ants: an overview, description, and evaluation. In: Agosti, D.; Majer, J. D.; Tennant de Alonso; L.; Schultz, T. (Org.). **Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity**. Washington: Smithsonian Institution, 2000. p. 122–144.

BOLTON, B., ALPERT, G., WARD, P. S.; NASKRECKI, P. **Bolton's catalogue of ants of the World**: 1758-2005. CD-ROM. Cambridge: Harvard University Press. 2006.

BRANDÃO, C. R. F., DINIZ, J. L. M.; TOMOTAKE, E. M. *Thaumatomyrmex* strips millipedes for prey: a novel predatory behaviour in ants, and the first case of sympatry in the genus (Hymenoptera: Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 38, p. 335-344, 1991.

BROWN, W. L. Jr.; WILSON, E. O. Character displacement. **Systematic Zoology**, v. 5, n. 2, p. 49-64, 1956.

CARNAVAL, A. C.; MORITZ, C. **Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest**. Journal of Biogeography, v. 35, n. 7, p. 1187-1201, 2008.

DELABIE, J. H. C.; NASCIMENTO, I. C.; FONSECA, E. C.; SGRILLO, R. B. SOARES, P. A. O.; CASIMIRO, A. B.; FURST, M. Biogeografia das formigas cortadeiras (Hymenoptera; Formicidae; Myrmicinae; Attini) de importância econômica no leste da Bahia e nas regiões periféricas dos Estados vizinhos. **Agrotrópica**, v. 9, n. 2, p. 49-58, 1997.

DELABIE, J. H. C., FRESNEAU, D.; PEZON, A. Notes on the ecology of *Thaumatomyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) in Southeast Bahia, Brazil. **Sociobiology**, v. 36, n. 3, p. 571-584, 2000.

DELABIE, J. H. C., JAHYNY B., NASCIMENTO, I. C., MARIANO, C. S. F., LACAU, S., CAMPIOLO, S., PHILPOTT, S. M.; LEPONCE, M. Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic Forest fauna of southern Bahia, Brazil. **Biodiversity Conservation**, v. 16, p. 2359-2384, 2007a.

DELABIE, J. H. C. D.; ALVES, H. S. R.; FRANÇA, V. C.; MARTINS, P. T. A.; NASCIMENTO, I. C. Biogeografia das formigas predadoras do gênero *Ectatomma* (Hymenoptera: Formicidae: Ectatomminae) no leste da Bahia e regiões vizinhas. **Agrotrópica**, v. 19, p. 13-20, 2007b.

DELABIE, J. H. C.; ALVES, H. S. R.; REUSS-STRENZEL, G. M.; CARMO, A. F. R.; NASCIMENTO, I. C. Distribuição das formigas cortadeiras dos gêneros *Acromyrmex* e *Atta* no Novo Mundo. In: Della Lucia, T.M.C. (Org.). **Formigas Cortadeiras: da Bioecologia ao Manejo**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 2011. p. 80-101.

ESRI 2009. ArcGIS Desktop: Release 9.3. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute

EVENHUIS, N. L. 2015. **The insect and spider collections of the world website**. Disponível em: <http://hbs.bishopmuseum.org/codens/>. Acesso em: 13 abr. 2015.

FOITZIK, S.; HEINZE, J. Non-random size differences between sympatric *Leptothorax* ants. **Entomologia Generalis**, v. 24, p. 65-74, 1999.

HAFFER J. Speciation in Amazonian forest birds. **Science**, v. 165, p.131-137, 1969.

HAFFER, J. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. **Biodiversity and Conservation**, v. 6, p. 451-476, 1997.

HAFFER, J. Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 4, p. 917-947, 2008.

HAFFER, J.; PRANCE, G. T. Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. **Amazoniana**, v. 16, p. 579-607, 2001.

HUTCHINSON G. E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? **American Naturalist**, v. 93, p. 145-159, 1959.

ITURRALDE-VINENT, M. A. La paleogeografía del Caribe y sus implicaciones para la biogeografía histórica. **Revista del Jardín Botánico Nacional**, v. 25-26, p. 49-78, 2005.

JAHYNY, B. **Histoire naturelle du genre de fourmis néotropical *Thaumatomyrmex* Mayr 1887 (Arthropoda, Insecta, Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae, Thaumatomyrmecini)**. 2010. 582 f. Tese (Doutorado em Etologia). Université Paris XIII, Villetaneuse, 2010.

JAHYNY, B., DELABIE, J. H. C.; FRESNEAU D. Mini-sociétés sans reine chez le genre neotropical *Thaumatomyrmex* Mayr, 1887 (Formicidae : Ponerinae). In: **Actes des Colloques Insectes Sociaux**, v. 15, 2002, Versailles.

JAHYNY, B.; LACAU, S.; DELABIE, J. H. C.; FRESNAU, D. 2008. Le genre *Thaumatomyrmex* Mayr 1887, cryptique et prédateur spécialiste de Diplopoda Penicillata. In: Jiménez, E., Fernández, F., Arias T. M.; Lozano-Zambrano, F. H. (Org.). **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia**. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2008. p.329-346.

JAHYNY, B.; LACAU, S.; FRESNEAU, D.; DELABIE, J. H. C. Historia natural das formigas do gênero neotropical *Thaumatomyrmex* Mayr 1887 (Ponerinae, Thaumatomyrmecini). In: **Simpósio de Mirmecologia**, n. 19, 2009, Ouro Preto.

KEMPF, W. A revision of the Neotropical ponerine ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica**, v. 18, p. 95-126, 1975.

KÖPPEN W. Das geographische System der Klimate. In: Köppen, W.; Geiger, R. (Org.) **Handbuch der Klimatologie**. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1936. p 1–44.

KUSNEZOV, N. Zoogeografia de las hormigas en Sudamerica. **Acta Zoologica Lilloana**, v. 19, p. 25-186, 1963.

LATTKE, J. E. Biogeografía de las hormigas neotropicales. In: Fernández, F. (Org.). **Introducción a las hormigas de la región Neotropical**. Bogotá: Instituto de Investigación de Recurso Biológicos Alexander von Humboldt, 2003. p 65-85.

LATTKE, J. E. Retos biogeográficos de las hormigas del trópico Americano. **Biológico**, v. 69, suplemento 2, p. 213-216, 2007.

LONGINO, J. 1988. Notes on the taxonomy of the Neotropical ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). In: Trager, J. C.; Brill, E. J. (Org.). **Advances in Myrmecology**. New York: Leiden, 1988. p. 35-42.

LONGINO, J. T.; CODDINGTON, J.; COLWELL, R. K. The ant fauna of a tropical rain forest: Estimating species richness three different ways. **Ecology**, v. 83, n. 3, p. 689–702, 2002.

MAYLE F.E., BURBRIDGE R.; KILLEEN T.J. Millennial-scale dynamics of southern Amazonian rain forests. **Science**, v. 290, p. 2291-2294, 2000.

MORRONE, J. J. **Biogeografía de América Latina y el Caribe**. Manuales y Tesis SEA, v. 3. 2001.

MORRONE, J. J. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. **Zootaxa**, v. 3782, p. 1–110, 2014.

PARR, C. L.; CHOWN, S. L. Inventory and bioindicator sampling: testing pitfall and Winkler methods with ants in a South African savanna. **Journal of Insect Conservation**, v. 5, p. 27-36, 2001.

PEARSON, D. L. *Patterns of limiting similarity in tropical forest tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae)*. **Biotropica**, v. 12, p. 195-204, 1980.

PEETERS, C. Convergent evolution of wingless reproductives across all subfamilies of ants, and sporadic loss of winged queens (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, v. 16, p. 75-91, 2012.

PEETERS, C.; CREWE, R. Insemination controls the reproductive division of labour in a ponerine ant. **Naturwissenschaften**, v. 71, p. 50-51, 1984.

PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A.; PELL, S. K.; BUTTERWORTH, C. A. **Historical Climate Change and Speciation: Neotropical Seasonally Dry Forest Plants show Patterns of both Tertiary and Quaternary Diversification**. Philosophical Transactions of the Royal Society, London B, v. 359, p. 515–538, 2004.

PFENNIG, K. S.; PFENNIG, D. W. Character displacement: ecological and reproductive responses to a common evolutionary problem. **Quarterly Review of Biology**, v. 84, p. 253-276, 2009.

PINHEIRO, S. F.; OLIVEIRA, F. M. P.; CPRDEIRO, H. T. L.; QUINET, Y. Soil arthropod diversity in two moist montane forests of the Semi-Arid Brazilian. In: Congresso de Ecologia do Brasil, n. 8, 2007, Caxambu. **Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil**. Caxambu: IBUSP. p. 1-2.

PRANCE, G. T. Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. **Acta Amazonica**, v. 3, p. 5-28, 1973.

RABELING, C.; BROWN, J. M.; VERHAAGH, M. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 105, n. 39, p. 14913-14917, 2008.

RABELING, C.; VERHAAGH, M.; GARCIA, M. V. B. Observations on the specialized predatory behavior of the pitchfork-mandibled ponerine ant *Thaumatomyrmex paludis* (Hymenoptera: Formicidae). **Breviora**, v. 533, p. 1-8, 2012.

SCHMIDT C. A.; SHATTUCK, S. O. The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of ponerine ecology and behavior. **Zootaxa**, v. 3817, n. 1, p. 001-242, 2014.

SOUSA, M. A. N., LANGGUTH, A.; GIMENEZ, E. do A. Mamíferos dos Brejos de Altitude Paraíba e Pernambuco. In: Pôrto, K. C.; Cabral, J. J. P.; Tabarelli, M. (Org.). **Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba: História Natural, Ecologia e Conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2004. p. 229-254.

TABARELLI, M.; SANTOS, A. M. M. Uma breve descrição sobre a história natural dos Brejos nordestinos. In: Pôrto, K. C.; Cabral, J. J. P.; Tabarelli, M. (Org.). **Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: História Natural, Ecologia e Conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2004. p. 17-24.

UNDERWOOD, E. C.; FISHER, B. L. The role of ants in conservation monitoring: If, when, and how. **Biological Conservation**, v. 132, p. 166-182, 2006.

VAZQUEZ, M; DASH; S. T.; MACKAY W. P. Description of the gyne of the ant *Thaumatomyrmex ferox* Mann, 1922 (Hymenoptera: Formicidae). **Entomologica Americana**, v. 11, n. 3; 4, p. 25-28, 2010

WILSON, D. S. The adequacy of body size as a niche difference. **The American Naturalist**, v. 109, p. 769-784, 1975.

23

Dispersão de sementes por poneromorfas

Alexander V. Christianini

Resumo

Este capítulo foca o papel de poneromorfas na dispersão de sementes no Brasil. Poneromorfas são formigas carnívoras, mas que frequentemente interagem com diásporos de plantas (frutos e sementes) caídos ao solo e adaptados à dispersão por aves e mamíferos. Estas interações podem afetar positivamente a sobrevivência e germinação de sementes e o estabelecimento de plântulas. *Pachycondyla*, *Odontomachus*, *Dinoponera* e *Ectatomma* se destacam nestas interações entre outros gêneros de poneromorfas. A importância relativa de diferentes gêneros para a dispersão de sementes provavelmente varia de acordo com o tipo de vegetação e a disponibilidade de recursos. Pode haver competição entre diferentes espécies pelos diásporos, mas a evidência é circunstancial, baseada em correlações negativas do número de interações entre os diferentes gêneros em uma dada localidade, carecendo de experimentação. Vegetações de solos pobres (como a restinga) ou xéricos (como a Caatinga) apresentam uma maior abundância de interações entre estas formigas e frutos caídos do que em vegetações mais úmidas ou crescendo sobre solos férteis (como na Floresta Pluvial Atlântica). Parte destas diferenças pode ser devida à baixa abundância de artrópodes, presas preferenciais destas formigas, em vegetações sobre solos pobres. Frutos com polpa ou sementes recobertas por arilos ricos em lipídeo são mais atrativos para estas formigas, e estes lipídeos costumam ser quimicamente similares à hemolinfa de artrópodes, o que talvez explique o interesse de formigas carnívoras por estes diásporos. Em geral, os diásporos são removidos para os ninhos nas primeiras 24 horas após chegarem ao solo. As poneromorfas comumente removem as sementes a distâncias maiores do que outras formigas, com o recorde no Brasil cabendo à *Dinoponera* na Caatinga (25 m). Nos ninhos, a polpa ou arilo é removido como alimento, e a semente é descartada intacta na lixeira do ninho, onde pode germinar. Há evidência de que o consumo de arilos impacta positivamente colônias cativas de *Odontomachus*, reforçando o aspecto mutualista da interação. O solo dos ninhos de *Pachycondyla* e *Odontomachus* é mais poroso e rico em nutrientes do que os arredores dos ninhos em localidades com solos pobres (como a restinga e o cerrado), mas em regiões de solo fértil estas diferenças não foram observadas. O patrulhamento das formigas pode reduzir o impacto de insetos herbívoros sobre as plântulas crescendo nos arredores dos ninhos. Assim, poneromorfas reduzem a predação de sementes por granívoros e aumentam

CHRISTIANINI, Alexander V. Dispersão de sementes por poneromorfas. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 345-360.

a sobrevivência de plântulas crescendo nos ninhos. Curiosamente, formigas (incluindo poneromorfas) respondem por um número maior de sementes dispersas de certas espécies de árvores do que aves e mamíferos na restinga e no cerrado. Até que ponto esta importância é natural ou resultado da diminuição da abundância de vertebrados dispersores de sementes pelo homem está em aberto. Porém, há evidência de que as poneromorfas também são afetadas por perturbações provocadas pelo homem e consequentemente há uma redução no número, intensidade e importância de suas interações com diásporos caídos ao solo, o que pode afetar a regeneração das plantas com as quais interagem. Estas formigas possuem pouca redundância ecológica com as formigas que toleram as perturbações, e consequentemente, sua perda não é compensada pelas espécies de formigas que permanecem nestes locais. Estudos que investiguem a dieta com o uso de isótopos estáveis, manipulação da abundância de recursos, de espécies potenciais competidoras, bem como mais dados de história natural de poneromorfas e em regiões como Amazônia, Pantanal e Campos Sulinos estão entre as sugestões para avançar o conhecimento na área no Brasil. Particularmente críticas são informações sobre respostas das poneromorfas frente a perturbações provocadas pelo homem e seus impactos na dispersão de sementes e regeneração de plantas.

Abstract

Seed dispersal by Poneromorph - This chapter focuses on seed dispersal by poneromorph ants in Brazil. Poneromorphs are carnivorous ants that frequently interact with fallen plant diaspores (i.e. fruits and seeds) that are adapted for dispersal by birds and mammals. These interactions may positively affect seed survival, germination and seedling establishment. *Pachycondyla*, *Odontomachus*, *Dinoponera* and *Ectatomma* are the most common poneromorph genera in these interactions. The relative importance of different ant genera for seed dispersal likely varies according to vegetation type and resource availability. There could be competition for fallen diaspores among different species of poneromorph ants, but the evidence is circumstantial and based on negative correlations between the number of interactions performed by different genera in a given locality, with no experimental evidence being available. Vegetation on poor soils (like the sandy plain "Restinga") or in xeric habitats (like the semi-arid "Caatinga" of Northeastern Brazil) have more interactions between these ants and fallen diaspores than humid habitats or vegetation growing on more fertile soils (such as in the Atlantic Rainforest). These differences may be due, in part, to the low abundance of arthropods (prefered prey of these ants) in vegetation growing on poor soils. Lipid-rich fleshy fruits are more attractive to these ants. The constituent lipids often bear a chemical similarity with the haemolymph of arthropods, which may explain the interest of carnivorous ants in these diaspores. In general, diaspores are removed to the ant nests in the first 24 hr after falling to the ground. Poneromorph ants commonly remove seeds to farther distances than other ants, the record in Brazil being 25 m for a seed removed by *Dinoponera* in the Caatinga. Inside ant nests, the fleshy pulp or seed aril is removed and used as food, while the seed is discarded unharmed in a midden where it can germinate. There is evidence that the consumption of seed arils improve the fitness of captive colonies of *Odontomachus*, reinforcing the idea of a mutualistic nature of these interactions. The soil of nests of *Pachycondyla* and *Odontomachus* is softer and more nutrient enriched than soils away from nests in localities with poor soils (such as the "Restinga" and the "Cerrado"), but in localities with more fertile soils these differences are not found. Ant patrolling can decrease the damage of insect herbivores to seedlings growing around ant nests. Thus, poneromorphs decrease seed losses to granivores and increase the survival of seedlings growing near ant nests. Curiously, there

is evidence that ants (including poneromorphs) may be more important in the quantitative sense as seed dispersers than birds or mammals in the "Restinga" and "Cerrado". We do not know if this is a distinctive trait of these systems or the result of decreased abundance of vertebrate frugivores due to human disturbances. However, there is evidence that seed-dispersing poneromorphs are negatively affected by human activities and there can be a decrease in the number, intensity and importance of these ants in their interactions with fallen diaspores. The consequences of such lost interactions are not well known. Poneromorphs exhibit low ecological redundancy in dispersal services compared with the ants that persist in disturbed sites. Consequently, their loss is unlikely to be compensated for by other species. Suggestions to increase the knowledge about the role of poneromorph ants in seed dispersal include studies that investigate the diet of these ants using stable isotope techniques, resource manipulation, experimental manipulation of abundance of potential competitor species, as well as more studies on the natural history of poneromorphs. There is virtually no data from whole regions of Brazil including the Amazon, "Pantanal" and "Campos Sulinos". Critical questions include the response of poneromorphs to human disturbances and the resulting impacts on seed dispersal and plant regeneration.

Poneromorfas frequentemente interagem com diásporos caídos ao solo. Nestas interações destacam-se *Pachycondyla* Smith, 1858, *Odontomachus* Latreille, 1804, *Dinoponera* Roger, 1861 e *Ectatomma* Smith, 1858. Estas formigas são mais atraídas por diásporos caídos que possuam polpa ou arilo ricos em lipídeos. Os diásporos são removidos rapidamente para os formigueiros a distâncias que normalmente não ultrapassam cinco metros, mas suficientes para remover as sementes de locais de alta mortalidade, como os arredores da planta-mãe. Nos ninhos, a polpa ou arilo que recobre a semente é removido como alimento e a semente é descartada intacta na lixeira do ninho, onde pode vir a germinar. Há estudos mostrando que o solo dos formigueiros é mais poroso e rico em nutrientes que os arredores, e já foram descritas algumas associações de plântulas de certas espécies com formigueiros. Há pelo menos quatro estudos que mostram que estas plântulas apresentam maior sobrevivência quando crescendo sobre os formigueiros de poneromorfas. Surpreendentemente estas formigas podem afetar o destino de um número maior de sementes do que as aves que atuam como dispersores primários, mesmo que as plantas não tenham adaptações à dispersão por formigas. Porém estas interações são suscetíveis a perturbações como perda e fragmentação de hábitat.

As poneromorfas têm se mostrado um bom modelo de estudo, e nosso conhecimento sobre estas interações e sua relevância para a regeneração de plantas tem avançado bastante nos últimos anos, com o Brasil tornando-se um dos líderes globais na geração de conhecimento sobre o tema. Apesar disso, ainda há pouca informação disponível sobre o impacto destas interações para as formigas, a escassez de dados de história natural dificulta o aprofundamento da compreensão sobre as implicações destas interações para formigas e plantas, e ainda há regiões inteiras (como a Amazônia) onde estas interações são praticamente ignoradas. Eu espero que este capítulo contribua para sintetizar a informação disponível sobre o tema, estimular novos estudantes e pesquisas, e a entendermos melhor como se dá a regeneração de plantas em nossas vegetações antes que a complexidade destas interações seja perdida por perturbações como desmatamento ou por nossa ignorância acerca do funcionamento de nossos ecossistemas.

A dispersão de sementes e as formigas

Dispersão de sementes é o processo pelo qual as sementes das plantas são carregadas até alguma distância longe do local onde foram produzidas (a planta-mãe). A dispersão primária ocorre com a remoção das sementes da copa da planta-mãe e sua deposição a alguma distância; já a dispersão secundária pode ocorrer após a dispersão

primária, quando as sementes já estão sobre o solo. Agentes de dispersão primária incluem fatores abióticos, como vento, ou bióticos, como aves e mamíferos. Já a dispersão secundária é efetuada principalmente por animais como roedores, formigas e peixes (quando as sementes caem na água). Três hipóteses principais foram formuladas para explicar a importância da dispersão de sementes para plantas (HOWE; SMALLWOOD, 1982): 1) hipótese de escape da predação; 2) hipótese de dispersão direcionada; 3) hipótese de colonização.

A hipótese de escape da predação propõe que a dispersão das sementes aumenta as chances de recrutamento porque remove as sementes das imediações da planta-mãe, onde sementes caem em grande quantidade e atraem mais predadores especializados e patógenos que conferem alta mortalidade. Além disso, caso a semente sobreviva e venha a germinar, a plântula daí originada estaria sujeita a grande competição com outras plântulas da mesma espécie e com a planta adulta. Assim, sementes carregadas até alguma distância deste local de alta mortalidade e depositadas sobre o solo em menor densidade possuiriam maiores chances de sobrevivência. A hipótese de escape também é útil para explicar a vantagem das sementes serem removidas rapidamente da superfície do solo por animais, como formigas, em locais onde há ocorrência de fogo ou alta taxa de predação por roedores granívoros, já que o solo é excelente isolante térmico e os roedores têm dificuldade em encontrar sementes enterradas (veja revisões em GILADI, 2006, RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007). A hipótese de dispersão direcionada assume que a dispersão permite que os diásporos (frutos e sementes) cheguem a locais específicos onde a probabilidade de estabelecimento é desproporcionalmente maior do que em outros locais distribuídos ao acaso. Alguns animais não dispersam as sementes aleatoriamente, mas concentram-nas em porções particulares no espaço. Por exemplo, formigas sempre trazem os itens alimentares coletados a um local particular, o ninho onde a colônia está estabelecida. Nestes locais as características do solo, como porosidade e concentração de nutrientes, além da atividade da colônia de formigas, podem garantir uma maior sobrevivência das plântulas em relação a áreas fora dos ninhos (e.g. HANZAWA et al., 1988). Por sua vez, a hipótese de colonização propõe que a dispersão de sementes permite a colonização de ambientes adequados ao recrutamento, mas que são efêmeros ou imprevisíveis no tempo e no espaço. Por exemplo, uma clareira que surge na floresta pela queda de árvores provê hábitats novos passíveis de ocupação por espécies que enviem propágulos até essas áreas e que por vezes necessitam das condições de maior luminosidade aí encontradas para se desenvolver. Estas três hipóteses não se excluem mutuamente, sendo que mais de uma hipótese pode estar contemplada ao longo de um mesmo processo de dispersão. Formigas, em especial as poneromorfas, têm atuação mais importante na hipótese de escape e de dispersão direcionada (veja mais detalhes a seguir).

É fácil observar que as plantas possuem diversas adaptações para dispersão de suas sementes. Por exemplo, algumas sementes são envolvidas por plumas (como a paineira *Ceiba speciosa* (A. St.-Hil.) Ravenna) ou são de pequeno tamanho e possuem extensões que facilitam sua remoção e dispersão pelo vento (como o cedro, *Cedrela fissilis* Vell.). Outras produzem frutos explosivos que lançam as sementes a distância quando abrem, sendo dispersas por autocoria (como a pata-de-vaca, *Bauhinia speciosa* Vogel). Porém, o modo de dispersão mais comum entre árvores e arbustos na maioria das vegetações é aquele que depende de animais (zoocoria) (HERRERA, 2002). Estas plantas em geral produzem sementes envoltas em alguma recompensa, como a polpa de frutos ou arilos, que atraem animais que engolem estas recompensas junto com as sementes. Posteriormente estas sementes são defecadas ou regurgitadas e caem ao solo onde podem germinar se sobreviverem ao transporte no interior do aparelho digestivo do animal. Boa parte das árvores e arbustos têm suas sementes dispersas por aves e mamíferos, mas em algumas localidades do mundo, como em vegetações esclerófilas que crescem sobre solos pobres na Austrália e África do Sul, além de em plantas de subosque em florestas temperadas no hemisfério Norte, muitas plantas dependem exclusivamente de formigas para dispersar suas sementes. Neste caso, as formigas sobem nas plantas (em geral pequenos arbustos e ervas) e removem os diásporos diretamente dos ramos, atuando como dispersores primários, ou coletam os diásporos caídos ao solo sob a copa (veja revisões em GILADI, 2006; RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007).

Plantas que possuem características que indicam a dispersão de suas sementes por formigas são chamadas de mirmecocóricas. A principal característica associada com a mirmecocoria é a presença de um elaiossomo ao redor das sementes.

Esta estrutura carnosa, que pode se originar de diversos tecidos da semente, do embrião ou do próprio fruto, é rica em lipídeos que estimulam a coleta e transporte da semente por formigas até o ninho (SKIDMORE; HEITHAUS, 1988; BREW et al., 1989). Uma vez no ninho, as formigas removem o elaiossomo para consumo e a semente é descartada intacta na lixeira do ninho, onde pode vir a germinar. Muitas espécies de formigas de diferentes subfamílias (como Myrmicinae e Formicinae) dispersam sementes de plantas mirmecocóricas no Velho Mundo (GILADI, 2006, RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007). Ao redor do mundo, a mirmecocoria está presente em mais de 3.000 espécies distribuídas em mais de 80 famílias de plantas (LENGYEL et al., 2009). No Neotrópico, porém, há poucas espécies de plantas com características associadas à mirmecocoria. Um exemplo são ervas Marantaceae do sub-bosque de florestas úmidas (e.g. HORVITZ; BEATTIE, 1980). No Neotrópico muitas espécies de formigas são granívoras e atuam como predadoras de sementes em vez de dispersoras (e.g FERREIRA et al., 2011). Porém, há evidências crescentes de que certas formigas podem influenciar positivamente a regeneração de plantas dispersas primariamente por vertebrados, como aves e mamíferos. Neste caso, as formigas podem tanto atuar como dispersores secundários das sementes nas fezes de aves (e.g. PASSOS; OLIVEIRA, 2002) ou resgatarem os diásporos não dispersos caídos sob a copa da planta-mãe até seus ninhos (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2009), permitindo uma nova chance de dispersão para as sementes. Dentre as formigas dispersoras de sementes, é comum que as poneromorfas tenham um papel destacado. Por que isso acontece?

A dieta das poneromorfas inclui frutos e sementes (diásporos de plantas)?

A morfologia das poneromorfas, com mandíbulas e aparelhos sensoriais desenvolvidos, sugere que estas formigas tenham adaptações para a predação de outros artrópodes (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). De fato este parece ser o caso para a maioria das espécies. As poneromorfas apresentam grande variedade de comportamento na captura de presas, desde captura por emboscada (*ambush predation*), caça solitária, em grupo, com recrutamento, cleptobiose ou coleta de carcaças de artrópodes mortos (SCHATZ; WCISLO, 1999 e referências aí indicadas) ou até mesmo comportamento especializado na captura de um rol reduzido de presas, como cupins (LEAL; OLIVEIRA, 1995) (para maiores detalhes veja demais capítulos deste livro). Espécies mais generalistas (em especial certas *Ectatomma*) costumam também explorar recursos produzidos por plantas, como as secreções açucaradas de nectários extraflorais e de hemípteros sugadores (RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007). Porém, observações esporádicas em campo por vezes mostram as poneromorfas carregando diásporos de plantas para seus ninhos.

Uma das maneiras de se estudar a dieta de formigas é via a identificação e quantificação dos itens trazidos de volta aos ninhos pelas operárias. Observações sistematizadas como essas em diferentes espécies de poneromorfas mostram poucas evidências de frutos ou sementes sendo trazidos aos ninhos, por exemplo, em *Gnamptogenys moelleri* (Forel, 1912) na restinga (COGNI; OLIVEIRA, 2004), *Odontomachus chelifer* (Latreille, 1802) na Floresta Semidecídua na Mata Atlântica (RAIMUNDO et al., 2009) e *Ectatomma opaciventre* (Roger, 1861) no Cerrado (PIE, 2004). Uma exceção é *Dinoponera gigantea* (Perty, 1833) na Amazônia, onde cerca de 22% dos itens observados da dieta são compostos por frutos/sementes (FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002). A escassez de dados detalhados de dieta e história natural da maioria das espécies de poneromorfas do Brasil restringe as possibilidades de generalização, mas é bastante plausível que em outras espécies ou contextos ambientais a importância relativa de frutos/sementes para a dieta seja maior (por exemplo, em locais com menor abundância de artrópodes, veja Pizo et al. 2005). Também deve haver variações importantes de acordo com a estação do ano. Por exemplo, no Cerrado em Itirapina-SP, cerca de 9% dos indivíduos de *O. chelifer* retornam aos ninhos com frutos de *Miconia rubiginosa* (Bonpl.) DC. (Melastomataceae) nas mandíbulas durante o pico de frutificação desta espécie e neste mesmo período indivíduos de *E. opaciventre* são observados removendo estes frutos para seus ninhos (CHRISTIANINI et al., 2012; A.V. Christianini, dados não publicados). Observações sistemáticas em campo de frutos colocados sobre o solo frequentemente revelam uma alta frequência de remoção destes diásporos por poneromorfas (PIZO; OLIVEIRA, 1998, 2001; PASSOS; OLIVEIRA, 2002, 2003, 2004; LEAL et al., 2007, 2014b; CHRISTIANINI et al., 2007; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010; SANTANA et al., 2013), indicando que talvez os métodos

de observação da dieta mais comuns subestimem a importância de frutos para estas formigas. Uma maneira de se esclarecer de vez a importância relativa de itens vegetais para a dieta das poneromorfas e que posição da cadeia trófica afinal elas ocupam seria aplicar uma análise de isótopos estáveis (como $\delta^{15}N$) para diferentes espécies em diferentes contextos (BLÜTHGEN et al., 2003; DAVIDSON et al., 2003). A informação disponível para algumas poneromorfas indica que de fato elas se comportam como predadoras ou *scavengers* (TILLBERG et al., 2014), mas há variação importante entre espécies, hábitat predominante (arborícola *versus* terrestre) e locais, indicando novamente que em alguns cenários/espécies o consumo de itens vegetais possa ser importante. Claramente a abordagem de isótopos estáveis aplicada a mais estudos com poneromorfas seria bastante benvinda para elucidar questões relacionadas com a posição trófica e importância de itens vegetais para estas espécies.

Implicações do consumo de diásporos para as formigas

Para as formigas a polpa carnosa de frutos e o arilo de sementes, especialmente os ricos em lipídeos, parecem servir como um alimento análogo ao representado por artrópodes. A fração de lipídeos essenciais encontrados na hemolinfa de insetos é bastante similar àquela presente no elaiossomo de sementes mirmecocóricas (HUGHES et al., 1994). Arilos de espécies não mirmecocóricas dispersas por vertebrados, mas que frequentemente atraem formigas poneromorfas, guardam semelhança com a composição de lipídeos de espécies mirmecocóricas verdadeiras (PIZO; OLIVEIRA, 2001). Assim, é possível que estas formigas estejam fazendo nada mais do que coletando estes frutos e sementes da mesma maneira que fariam com insetos mortos dos quais se alimentam (CARROL; JANZEN, 1973). De fato, em locais onde há escassez de artrópodes é comum observar estas formigas removendo frutos não mirmecocóricos ricos em lipídeos, provavelmente utilizando estes frutos como substitutos dos artrópodes na dieta (PIZO et al., 2005).

O uso de diásporos mirmecocóricos como alimento por formigas, em geral, afeta a produção de indivíduos reprodutivos, incrementando a produção de fêmeas aladas e consequentemente o *fitness* das colônias, como em *Aphaenogaster rudis* Enzmann, 1947 (Myrmicinae) (MORALES; HEITHAUS, 1998; BONO; HEITHAUS, 2002). Além disso, colônias que recebem dieta suplementada com o elaiossomo de sementes mirmecocóricas apresentam larvas maiores, como em *Myrmica ruginodis* Nylander, 1846 (Myrmicinae) (GAMMANS et al., 2005). Larvas maiores apresentam maior sobrevivência, o que também pode afetar o *fitness* das colônias (ELMES; WARDLAW, 1981). Contudo, o benefício do consumo de elaiossomos para formigas não parece ser universal. Rainhas de *Pogonomyrmex californicus* (Buckley, 1866) mantidas exclusivamente com dieta composta por elaiossomos de duas espécies de *Datura* L. (Solanaceae) com as quais interagem no deserto de Sonora apresentam decréscimo significativo na sobrevivência e reprodução em comparação com rainhas mantidas com dieta padrão (MARUSSICH, 2006). Uma dieta padrão suplementada por elaiossomos de *Datura* não promove diferenças no desempenho e status reprodutivo de rainhas nesta mesma espécie quando comparadas a rainhas mantidas com dieta sem acesso a elaiossomos (MARUSSICH, 2006). Um estudo recente de Bottcher; Oliveira (2014) demonstrou que colônias da poneromorfa *Odontomachus chelifer* alimentadas com dieta que incluía arilos de *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart. produziram larvas maiores do que colônias que receberam dieta não suplementada por arilos. Larvas maiores tendem a apresentar maior sobrevivência (veja detalhes em BOTTCHER; OLIVEIRA, 2014). Esta é a primeira evidência de benefícios para formigas da interação com diásporos de plantas não mirmecocóricas, pois *C. canjerana* é dispersa primariamente por aves (PIZO; OLIVEIRA, 1998). Permanece em aberto o efeito em longo prazo do consumo de diásporos não mirmecocóricos para a demografia de colônias de poneromorfas e outras formigas na natureza.

Quão frequentes são as interações de poneromorfas com diásporos de plantas em diferentes vegetações do Brasil?

Poneromorfas são observadas com frequência variável interagindo com frutos/sementes (diásporos) caídos ao solo em diferentes formações vegetais do Brasil (Tabela 23.1). Em algumas localidades da Caatinga (LEAL et al., 2007) e na restinga (PASSOS; OLIVEIRA, 2003), as poneromorfas são o principal grupo de formigas interagindo com estes diásporos caídos ao solo. Em outros locais, contudo, poneromorfas podem ser pouco comuns

em registros em interação com diásporos caídos, como na Floresta Pluvial (PIZO; OLIVEIRA, 2000) e em Campo rupestre/Cerrado (LIMA et al., 2013), onde outros grupos de formigas (como as Myrmicinae) são responsáveis pela maior parte das interações com diásporos caídos. Parte desta variação dentro e entre diferentes vegetações pode ser decorrente, por exemplo, da variação na abundância local de artrópodes (PIZO et al., 2005) e das espécies de diásporos observadas, cuja composição química tem grande influência no grupo de formiga que pode atrair (HUGHES et al., 1994; PIZO; OLIVEIRA, 2001; CHRISTIANINI et al., 2012; LEAL et al., 2014b).

O método de registro das observações, que é variável entre estudos, também pode estar por detrás de parte destas diferenças. Observações foram efetuadas, por exemplo, em frutos caídos naturalmente ao solo ao longo de transectos, em experimentos de remoção ou em frutos dispostos sobre o solo pelo pesquisador (Tabela 23.1). Todos os estudos incluíram também observações oportunísticas. Alguns estudos priorizaram observações em certos grupos de plantas como Euphorbiaceae (LEAL et al., 2014a,b) e Melastomataceae (LIMA et al., 2013) que possuem atração diferente para as poneromorfas, já que a composição química da porção carnosa do diásporo (polpa ou arilo)

Tabela 23-1 – Frequência de interações de poneromorfas em relação ao total de interações de formigas (considerando todas as subfamílias) com frutos e sementes caídos ao solo em diferentes vegetações do Brasil. Foram incluídos apenas estudos que realizaram observações ou experimentos de remoção com ao menos cinco espécies diferentes de plantas sem restrição em relação às espécies de formigas em interação e que quantificaram as interações discriminadas por espécie. Na Tabela estão indicados os gêneros de poneromorfas registrados nas interações ordenados em ordem decrescente do número de interações na localidade.

Bioma	Total de interações registradas	Total de interações por poneromorfas (%)	Gêneros registrados em interação	Método de amostragem	Referência
Mata Atlântica (Floresta Pluvial)	886	24 (2,7%)	*Ectatomma* *Pachycondyla* *Gnamptogenys* *Odontomachus* *Hypoponera*	Observações de frutos caídos naturalmente; oferta de frutos em estações no solo	Pizo; Oliveira (2000)
Mata Atlântica (Restinga)	562	217 (38,6%)	*Pachycondyla* *Odontomachus* *Gnamptogenys* *Hypoponera*	Observações de frutos caídos naturalmente; oferta de frutos em estações no solo; observações em experimentos de remoção	Passos; Oliveira (2003)
Mata Atlântica (Floresta Pluvial)	471	55 (11,7%)	*Pachycondyla* *Gnamptogenys* *Odontomachus* *Hypoponera* *Ectatomma* *Heteroponera*	Observações de frutos caídos naturalmente; oferta de frutos em estações no solo; observações em experimentos de remoção	Bieber et al. (2014)
Caatinga	577	99 (17,2%)	*Ectatomma* *Dinoponera* *Odontomachus*	Observações de frutos caídos naturalmente; oferta de frutos em estações no solo;	Leal et al. (2007)
Caatinga	461	334 (72,5%)	*Dinoponera* *Ectatomma*	Oferta de frutos em estações no solo	Leal et al. (2014a)
Cerrado	521	66 (12,7%)	*Pachycondyla* *Odontomachus* *Ectatomma* *Dinoponera*	Observações de frutos caídos naturalmente; oferta de frutos em estações no solo; observações em experimentos de remoção	Christianini et al. (2012)
Campo rupestre e Cerrado*	126	7 (5,6%)	*Ectatomma*	Oferta de frutos em estações no solo	Lima et al. (2013)

*Baseado apenas nas espécies que removeram frutos de Melastomataceae e para as quais foram registradas distâncias de remoção.

tem um papel importante na atração destas formigas. Por exemplo, a grande contribuição de poneromorfas na remoção de diásporos observada no estudo de Leal et al. (2014b) talvez possa ser creditada, em parte, ao uso de sementes ariladas de Euphorbiaceae que normalmente possuem arilos ricos em lipídeos muito atraentes para estas formigas. Por sua vez, frutos com polpa rica em carboidratos (açúcares), como os produzidos por Melastomataceae, não são tão atrativos para estas formigas e podem explicar em parte o relativamente baixo número de registros de poneromorfas interagindo com estes frutos em campo rupestre/ Cerrado (LIMA et al., 2013; CHRISTIANINI et al., 2012). Além disso, muitas vezes os estudos, em razão de questões de logística e segurança, podem concentrar suas observações apenas durante o período diurno. Estas amostragens tendem a excluir justamente o período noturno quando várias poneromorfas são mais ativas como, por exemplo, *Dinoponera* (FOURCASSIÉ; OLIVEIRA, 2002) e *Odontomachus* (RAIMUNDO et al., 2009), o que também pode explicar parte das diferenças observadas entre os estudos. Não foram encontrados estudos em nível comunitário para vegetações na Amazônia, Pantanal e Campos sulinos.

Mesmo considerando as ressalvas anteriores é possível tecer algumas considerações. Vegetações em climas mais quentes e úmidos tendem a apresentar maior diversidade de poneromorfas em interação com diásporos caídos, o que está de acordo com o que se sabe sobre a distribuição global da riqueza de formigas (WEISER et al., 2010). Dentre as poneromorfas, *Ectatomma* são registradas em interações com diásporos caídos em um número maior de localidades (6), seguido por *Odontomachus* (5), *Pachycondyla* (4), *Gnamptogenys* Roger, 1863, *Dinoponera* e *Hypoponera* (3 localidades cada) e *Heteroponera* Santschi, 1938 (1) (mas veja comentários sobre a importância quantitativa, a seguir). Poneromorfas tendem a ser numericamente mais importantes em interações com frutos caídos em vegetações xéricas (em climas secos, caso da Caatinga) e/ou crescendo sobre solos pobres em nutrientes, como a restinga (Tabela 23.1).

No caso da Caatinga, é possível que *Dinoponera* e *Ectatomma* se beneficiem da ausência ou relativa escassez de outras formigas potenciais competidoras, caso de *Pachycondyla* e *Odontomachus*, com número muito menor de registros (LEAL et al., 2007) ou ausentes (LEAL et al., 2014a) nas interações com diásporos na Caatinga. Assim, *Dinoponera* e *Ectatomma* estariam sujeitas a uma menor competição com aquelas outras formigas e poderiam monopolizar um número maior de diásporos caídos. *Pachycondyla* e *Odontomachus* parecem se beneficiar ou requerer ambientes mais mésicos e sombreados, com menor oscilação extrema de temperatura e umidade, e maior cobertura do dossel (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2013; A.V. Christianini obs. pess.). Em locais onde estes quatro gêneros estão presentes, como no Cerrado, *Pachycondyla* e *Odontomachus* foram registradas com uma frequência três e uma vez e meia maior, respectivamente, em interação com diásporos caídos do que *Dinoponera* e *Ectatomma* (CHRISTIANINI et al., 2012, A.V. Christianini dados não publicados). Como as formigas destes quatro gêneros normalmente removem rapidamente os diásporos para seus ninhos (PIZO; OLIVEIRA, 1998; PASSOS; OLIVEIRA, 2002, 2004; CHRISTIANINI et al., 2007; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010; LEAL et al., 2007, 2014b; LIMA et al., 2013), é possível que ocorra competição por exploração dos diásporos entre elas, com as plantas se beneficiando da rápida remoção das sementes na superfície, onde estão mais sujeitas à ação de vertebrados predadores de sementes ou formigas granívoras (veja a seguir). Ao agrupar a porcentagem de interações de uma localidade efetuadas por *Pachycondyla* + *Odontomachus* em um grupo, e compará-la com aquela de *Dinoponera* + *Ectatomma* em outro grupo, é possível observar uma correlação negativa para todas as localidades ($r = -0{,}94$; $N = 6$; $p = 0{,}005$). Isso sugere que pode haver competição pelos diásporos caídos entre estas poneromorfas ou, alternativamente, que um grupo estende suas interações quando da baixa abundância de membros do outro grupo, sem, no entanto, haver competição. Um número maior de estudos em mais localidades ou abordagens experimentais de remoção seletiva destas formigas pode esclarecer se de fato estas interações são influenciadas pela competição entre estas formigas, ou se este resultado é apenas efeito de variações no espaço que acompanham a biogeografia (presença e abundância) destes grupos.

Já para a restinga as causas prováveis para uma maior importância das poneromorfas em interações com diásporos podem estar relacionadas à menor oferta de artrópodes (PIZO et al., 2005). Na restinga a escassez de nutrientes no solo é relacionada com uma baixa produtividade primária e a ocorrência de plantas que produzem folhas muito bem defendidas contra herbivoria, o que por

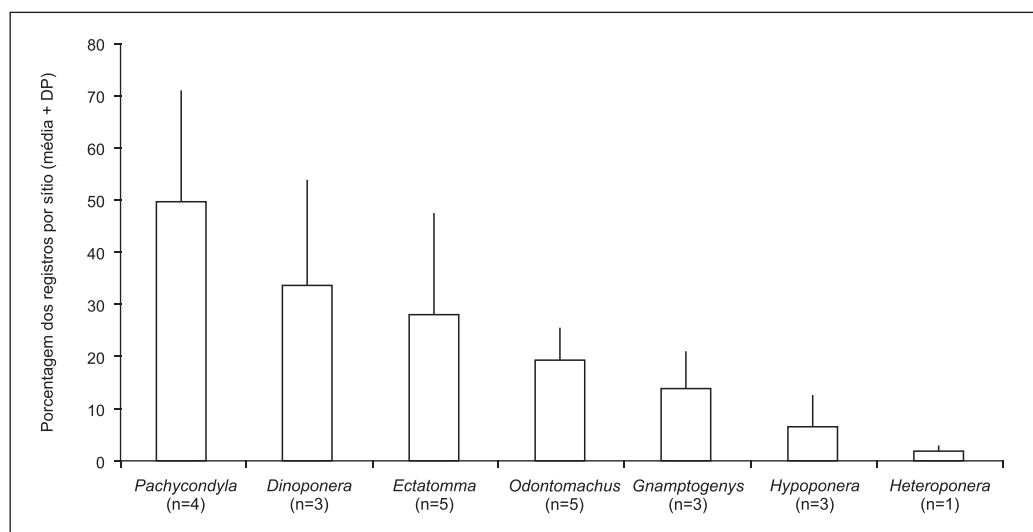
sua vez reduz a abundância de insetos herbívoros (JANZEN, 1974). A menor disponibilidade destes artrópodes, presas preferenciais das formigas, seria compensada por um consumo maior de produtos de origem vegetal, como polpa de frutos e arilos de sementes caídos (PIZO et al., 2005), alguns dos quais possuem características químicas similares as de insetos (HUGHES et al., 1994; PIZO; OLIVEIRA, 2001).

O registro de interações em um maior número de sítios não deve ser confundido com a importância relativa de cada gênero nas interações em uma localidade. Por exemplo, se consideramos a importância de cada gênero para o total de interações realizadas entre poneromorfas e diásporos em cada localidade, é possível observar que *Pachycondyla* se destaca numericamente na porcentagem de interações em cada sítio, seguida de *Dinoponera*, *Ectatomma*, *Odontomachus* e os demais gêneros (Figura 23.1). Pode-se observar que há muita variação entre sítios, sugerindo que o contexto local de cada estudo seja importante. Por exemplo, embora *Ectatomma* seja a poneromorfa com registros em um maior número de sítios (Tabela 23.1), ela responde por uma proporção pequena das interações em cada localidade, com exceção da Caatinga (e.g. LEAL et al., 2007, 2014a, b). Como as consequências da interação com os diásporos podem ser variáveis de acordo com a espécie de formiga, tais diferenças trazem desdobramentos ecológicos e evolutivos para as plantas com as quais estas formigas interagem, e para as próprias formigas (GILADI, 2006; CHRISTIANINI et al., 2012).

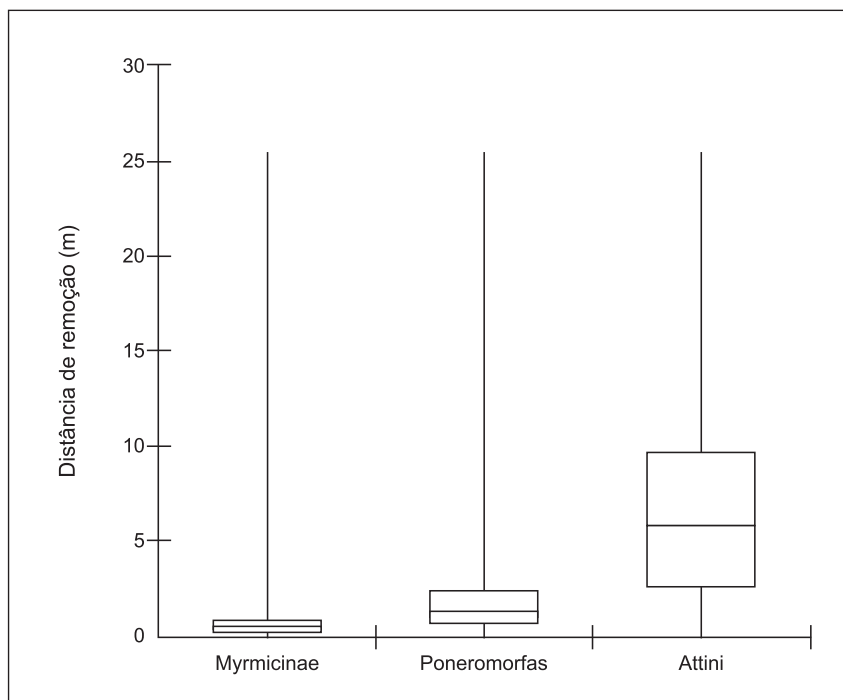
Implicações da dispersão de sementes por poneromorfas para as plantas

Embora as formigas sejam organismos de pequeno tamanho, com área de vida restrita e que podem passar despercebidos, elas podem ter vários efeitos, positivos e negativos, sobre a regeneração de plantas (veja revisão em RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007). Embora a maioria das espécies de plantas na região Neotropical não tenha adaptações aparentes à dispersão por formigas há evidências crescentes de que formigas podem impactar positivamente a regeneração de plantas dispersas primariamente por vertebrados, como aves e mamíferos, atuando como dispersores complementares a estes (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010 e referências aí indicadas). Formigas poneromorfas em particular podem afetar profundamente a regeneração de plantas via dispersão de sementes.

Experimentos de remoção de diásporos caídos com o uso de exclusões seletivas, que permitem controlar o acesso de animais aos diásporos de acordo com o tamanho, mostram que diferentes grupos

FIGURA 23.1 – Importância relativa de diferentes gêneros de poneromorfas no número de interações registradas com diásporos caídos ao solo para diferentes sítios de estudo no Brasil. Os valores referem-se à média e desvio padrão do número de interações. Os sítios de estudo são aqueles indicados na Tabela 1, com exceção do estudo de Lima et al. 2013, não utilizado aqui em razão de peculiaridades da amostragem. Para fins de cálculo considerou-se apenas as localidades onde o gênero foi registrado (n).

de formigas são os principais agentes de remoção de frutos e sementes pequenos (até 1 g) caídos ao solo em diferentes vegetações no Brasil (LEAL; OLIVEIRA, 1998; PIZO; OLIVEIRA, 1998; PASSOS; OLIVEIRA, 2002, 2003, 2004; CHRISTIANINI et al., 2007; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2009, 2010, 2013; LIMA et al., 2013; ZWIENER et al., 2012; SANTANA et al., 2013; BIEBER et al., 2014). Observações em colônias cativas de poneromorfas indicam que estas formigas comportam-se como dispersoras de sementes, descartando intacta a maioria das sementes nas lixeiras dos ninhos após a remoção da polpa (PIZO; OLIVEIRA, 2001). No caso de diásporos muito grandes (>1 g), que as formigas não conseguem carregar aos ninhos, é comum que a polpa seja removida no local pelas formigas, sem remoção das sementes, o que pode afetar a germinação (veja abaixo).

Distâncias de transporte das sementes por formigas até seus ninhos são tipicamente curtas, em média de 2 m ao redor do mundo (GÓMEZ; ESPADALER, 2013). A distância de remoção guarda relação com o tamanho corporal da formiga que remove o diásporo. Quanto maior a formiga, maior a área de uso da colônia e consequentemente maior a distância média de remoção (NESS et al., 2004). Como as poneromorfas estão entre as formigas de maior tamanho em uma localidade elas são responsáveis por distâncias maiores de remoção de diásporos do que a maioria das outras espécies. Uma exceção são as formigas cortadeiras do gênero *Atta*, as saúvas, que podem coletar material para cultivo de fungo a distâncias comparativamente mais longas (Figura 23.2). No Cerrado, por exemplo, as distâncias de remoção de diásporos por poneromorfas são cerca do dobro das demais formigas, mas menores que a distância atingida por formigas cortadeiras (Figura 23.2). Há certa variação também de acordo com a localidade. Na restinga, *Pachycondyla* e *Odontomachus* carregam diásporos caídos a distâncias maiores (em média cerca de 1,5 m e 2,3 m respectivamente; PASSOS; OLIVEIRA 2002) do que na Floresta Pluvial Atlântica (0,15 m e 0,57 m respectivamente; PIZO; OLIVEIRA, 1998) mas relativamente similares ao Cerrado (1,2 m e 2,9 m; CHRISTIANINI et al.,

FIGURA 23.2 – As distâncias atingidas por diásporos removidos por formigas dependem da identidade da formiga que efetua a remoção. Acima estão indicadas as distâncias de remoção por diferentes grupos de formigas, onde é possível observar que poneromorfas podem proporcionar distâncias de remoção comparativamente maiores que algumas outras formigas. Os traços horizontais referem-se à mediana da distância de remoção; o contorno das caixas indica o primeiro e terceiro quartil, enquanto que a altura das barras indica a distância máxima e mínima de remoção. Os dados referem-se a remoções registradas no Cerrado (CHRISTIANINI et al., 2007, A.V. Christianini dados não publicados).

2007, A.V. Christianini dados não publicados). A maior parte dos eventos de dispersão por poneromorfas não chega aos cinco metros, com o recorde cabendo às *Dinoponera* com distâncias máximas de remoção de pouco mais de 25 m na Caatinga (LEAL et al., 2014b). Estas diferenças devem estar relacionadas com a densidade de ninhos nestas localidades, com a distância de forrageio atingida pelas formigas, além de características dos diásporos, como forma e massa que podem afetar o transporte pelas formigas (CHRISTIANINI et al., 2007 e referências aí indicadas).

Embora curtas, estas distâncias são normalmente suficientes para remover as sementes caídas sob a copa das plantas-mãe, onde a predação de sementes tende a ser maior (e.g. CHRISTIANINI et al., 2007), ou rearranjar a distribuição das sementes no solo em fezes e regurgitos de vertebrados (PASSOS; OLIVEIRA 2002). Como a remoção é rápida - em geral nas primeiras 24 hs da semente chegar ao solo (PIZO; OLIVEIRA, 1998; PASSOS; OLIVEIRA, 2002; CHRISTIANINI et al., 2007; SANTANA et al. 2013), as formigas dispersoras diminuem a exposição das sementes a animais granívoros, como roedores (GILADI, 2006). Além disso, ao redistribuir as sementes caídas, estas formigas as transportam para seus ninhos. No interior dos formigueiros, a polpa dos diásporos é removida e utilizada como alimento e a semente é descartada na lixeira dos ninhos, onde pode vir a germinar. Sabe-se que a remoção da polpa por formigas em geral aumenta a porcentagem final e velocidade de germinação das sementes, reduzindo o ataque por fungos patogênicos (e.g. OHKAWARA; AKINO, 2005; CHRISTIANINI et al., 2007; LEAL et al., 2007).

Além de um potencial benefício na germinação de sementes, as plântulas crescendo junto aos formigueiros de poneromorfas se beneficiam da atividade de patrulha das operárias em busca de presas e consequentemente sofrem menos danos por insetos herbívoros do que plântulas crescendo fora dos formigueiros (PASSOS; OLIVEIRA, 2004). O solo dos formigueiros das poneromorfas frequentemente é mais poroso e rico em macro e micronutrientes do que o solo dos arredores, fora dos ninhos (por exemplo, para *Pachycondyla* na restinga (PASSOS; OLIVEIRA, 2002) e *Odontomachus* no cerrado (A.V. Christianini dados não publicados)). Tal enriquecimento do solo deve-se à própria atividade da colônia de formigas, que deposita os restos de presas e indivíduos mortos nas lixeiras, o que funciona como uma fertilização natural do solo em pequena escala. Porém este efeito é mais pronunciado em vegetações crescendo sobre solos pobres, e pode variar de acordo com a localidade. O solo de ninhos na floresta pluvial Atlântica e na caatinga não mostra diferenças tão marcantes na quantidade de nutrientes comparados a controles (LEAL et al., 2007; PHSA Camargo; AV Christianini dados não publicados). O tempo de duração do ninho parece ser um dos fatores que explicam esta maior quantidade de nutrientes no solo dos formigueiros de poneromorfas em relação a outras espécies de formigas, que possuem ninhos mais efêmeros com duração de poucos meses ou semanas (HUGHES, 1991). No cerrado, ninhos de *Odontomachus chelifer* apresentaram lixeiras exatamente no mesmo local por mais de cinco anos consecutivos, o que deve auxiliar a incrementar a deposição de nutrientes no solo nestes locais em relação a sítios sem ninhos destas formigas ou com ninhos de outras espécies (A.V. Christianini obs. pess.).

Há exemplos de que as poneromorfas afetam a distribuição espacial dos estágios iniciais de regeneração (plântulas) de espécies dispersas primariamente por aves ou por autocoria, incluindo várias espécies de plantas na restinga, (PASSOS; OLIVEIRA, 2002, 2003, 2004); no Cerrado (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010) e na Caatinga (LEAL et al., 2007). Em consequência encontram-se mais plântulas associadas aos ninhos destas formigas do que em locais distantes dos formigueiros. Até que ponto esta distribuição de plântulas concentrada nos arredores dos ninhos permanece ao longo do tempo afetando a demografia destas plantas ainda está em aberto, porque várias destas plantas possuem ciclo de vida longo e as plântulas são sujeitas a alta mortalidade até atingir a vida adulta. Porém, estudos que acompanharam a sobrevivência de plântulas ao longo de um ano mostram maior sobrevivência para aquelas crescendo sobre os formigueiros do que fora dos ninhos (PASSOS; OLIVEIRA, 2002, 2004; CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010, 2013), indicando que o benefício da associação das plântulas com os formigueiros permanece neste intervalo de tempo. O efeito combinado de maior proteção contra herbívoros, maior fertilidade e aeração do solo parece estar por detrás desta maior sobrevivência. Abordagens envolvendo demografia de plântulas destas espécies e dos formigueiros ao longo de vários anos podem ajudar a esclarecer melhor se as formigas são capazes de fato de determinar a distribuição

das plantas adultas no campo. Independente disso, fica evidente que as poneromorfas promovem dispersão direcionada de sementes destas espécies de plantas, embora elas não apresentem adaptações aparentes à dispersão por formigas. Mas há fatores que podem modificar o comportamento de dispersão destas formigas. Pode haver situações onde a escassez de recursos aumente o consumo dos embriões das sementes pelas formigas, aumentando a mortalidade e reduzindo a dispersão destas sementes (BOULAY et al., 2005). Não há estudos desta natureza no Brasil.

Curiosamente, estudos que se concentraram na quantificação da contribuição de diferentes processos ao longo do ciclo de regeneração destas espécies de plantas na restinga e no Cerrado mostram que as poneromorfas por vezes podem ser quantitativamente similares ou até superiores às aves em relação ao número de sementes removidas dos arredores das plantas (PASSOS; OLIVEIRA 2002, 2004, CHRISTIANINI; OLIVEIRA 2010). Ou seja, a dispersão secundária das sementes presentes nas fezes e regurgitos de dispersores primários (como aves) por formigas, somada à remoção de diásporos caídos sob a planta-mãe por estes insetos, pode afetar mais sementes do que os dispersores primários (veja também CHRISTIANINI; OLIVEIRA 2009). Este resultado é surpreendente visto que estes diásporos não possuem adaptações aparentes à dispersão por formigas e ilustra o quanto ainda ignoramos sobre o papel de diferentes agentes na regeneração de plantas em nossos ecossistemas, com implicações, por exemplo, para nossa compreensão da evolução destas interações e de sua conservação (CHRISTIANINI et al., 2014).

Os efeitos positivos da dispersão de sementes por poneromorfas parecem ser o resultado final de coevolução destas formigas com as plantas com as quais interagem, reforçando as interações entre ambos os grupos. Poneromorfas tipicamente são formigas que proporcionam uma dispersão de alta qualidade para as plantas, e como tal sua atração por diásporos ricos em lipídeos pode favorecer plantas que produzam diásporos pequenos (até 1 g) com estas características (CHRISTIANINI et al., 2012; SANTANA et al., 2013, LEAL at el., 2014b). Até que ponto as plantas ao longo da evolução foram selecionadas para atrair formigas que provêm uma dispersão de alta qualidade entre as muitas espécies na comunidade ainda é motivo de debate (*partner choice*, GILADI, 2006). Mas, é evidente que diásporos ricos em lipídeos atraem uma fração não aleatória das espécies de formigas numa comunidade, destacando-se aí as poneromorfas, abrindo a possibilidade de coevolução destas formigas com as plantas (PIZO; OLIVEIRA, 2001; CHRISTIANINI et al., 2012; LEAL et al., 2014b).

Conservação da dispersão de sementes por poneromorfas

Embora formigas sejam comuns até em ambientes urbanos e modificados isso não significa que elas sejam imunes às alterações ambientais. É bem sabido que perturbações como desmatamento, urbanização e fogo alteram a presença e abundância de certas espécies (CRIST, 2009). Por exemplo, o fogo costuma ser mais danoso para espécies que possuem ninhos arborícolas (MORAIS; BENSON, 1988) do que para espécies com ninhos no solo (VASCONCELOS et al., 2009). A fragmentação e perda de hábitat florestal afetam mais fortemente espécies com requerimentos particulares de dieta e microhábitats que são alterados com a fragmentação, com certas poneromorfas (como algumas *Ectatomma*) aparentemente se beneficiando, enquanto outras (como *Pachycondyla* e *Odontomachus*) mostram menor ocorrência nestes locais alterados (VASCONCELOS, 1999). Como estas alterações repercutem nas interações das poneromorfas com diásporos?

As evidências indicam que poneromorfas dispersoras de sementes são afetadas por estas perturbações de hábitat e consequentemente há uma redução no número, intensidade e importância de suas interações com frutos e sementes caídos ao solo, o que pode afetar a regeneração das plantas com as quais interagem. Estas formigas possuem pouca redundância ecológica funcional com as formigas que toleram mais as perturbações provocadas pelo homem e, consequentemente, sua perda não é compensada pelas espécies de formigas que permanecem nestes locais (LEAL et al., 2014a). Por exemplo, na Mata Atlântica, perturbações como fragmentação reduzem a ocorrência de poneromorfas como *Pachycondyla* e *Odontomachus*, reduzindo a taxa de remoção e as distâncias atingidas na dispersão de diásporos caídos (ALMEIDA et al., 2013; BIEBER et al., 2014). Na Caatinga, perturbações provocadas pelo homem como pastoreio, caça e coleta de madeira reduzem o número de sementes removidas e as distâncias alcançadas por sementes de Euphorbiaceae dispersas por poneromorfas.

Plantas que produzem sementes maiores (como *Jatropha mollissima* (Pohl) Baill.) e que dependem de formigas grandes como *Dinoponera* para dispersar suas sementes, sofrem mais com estas perturbações (LEAL et al., 2014a).

Bordas de fragmentos de Cerrado também apresentam menor remoção e distâncias de dispersão de sementes por poneromorfas, em especial dado o acentuado declínio na permanência dos ninhos de *Odontomachus* nestes locais em comparação com áreas de Cerrado distantes de bordas (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2013). Em consequência, plântulas associadas aos ninhos de *Odontomachus* nas bordas já não apresentam os mesmos benefícios observados para plântulas crescendo sobre ninhos no interior do Cerrado. Enquanto no interior do Cerrado a sobrevivência de plântulas crescendo sobre os formigueiros é maior do que fora dos ninhos, nas bordas este efeito desaparece e há mortalidade generalizada de plântulas, o que pode afetar a regeneração de plantas que interagem com poneromorfas nestes locais (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2013).

Embora os estudos citados anteriormente sejam desanimadores, há evidências de que certas interações de formigas com diásporos podem ser recuperadas com o avanço da regeneração em áreas que sofreram perturbações severas no passado. As taxas de remoção de diásporos e a distância de remoção por formigas aumentam com a idade e estágio sucessional na Mata Atlântica (ZWIENER et al., 2012; ALMEIDA et al., 2013). Há evidências de que as poneromorfas podem ser empregadas como aliadas na restauração passiva de áreas degradadas nos arredores de fragmentos, com as formigas gradativamente incrementando a deposição de sementes e acelerando a regeneração natural destas áreas (GALLEGOS et al., 2014). Há inclusive sugestões do emprego de técnicas de implantação de arilos artificiais em sementes, simples e de baixo custo, antes do emprego da semeadura em áreas de restauração. Graças a esta técnica, as formigas removem rapidamente as sementes para seus ninhos onde a maior sobrevivência das sementes e plântulas pode incrementar o sucesso da restauração (HENAO-GALLEGO et al. 2012).

A degradação acentuada de alguns de nossos ecossistemas, como a Mata Atlântica, Caatinga e Cerrado, tem deixado amplas áreas onde a vegetação natural é representada apenas por fragmentos pequenos e isolados que já não suportam populações de grandes aves e mamíferos importantes dispersores de sementes (TABARELLI et al., 2010). Nestes locais é comum encontrar uma grande quantidade de frutos e sementes não dispersos caídos sob a planta-mãe, já que não há mais quem disperse as sementes das plantas ou os vertebrados dispersores são pouco abundantes. Dado o papel numericamente importante das formigas na remoção de diásporos caídos, é possível que estas formigas possam compensar ao menos em parte a dispersão de sementes pequenas (até 1 g) que seria normalmente efetuada por agentes de dispersão primária (como aves) em fragmentos (CHRISTIANINI et al., 2014), mas ao custo de distâncias curtas de dispersão ao redor da planta-mãe e, de acordo com o grupo de formigas envolvido, certa perda das sementes por granivoria (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2009 e referências aí citadas).

Tais evidências mostram que com criatividade, persistência e interesse genuíno é possível aprendermos mais sobre o papel das poneromorfas na regeneração de plantas em nossas vegetações e da importância da conservação destas interações. Além disso, é possível empregar estas formigas com sucesso em benefício direto do próprio homem. Os próximos anos devem trazer novidades excitantes para este campo de conhecimento e que está ao alcance de estudantes interessados no tema.

Agradecimentos

Agradeço aos organizadores do livro o convite para redação deste capítulo e a Jonathan Majer, Rodrigo M. Feitosa e Jacques H. C. Delabie, por sugestões ao texto. Durante a redação, AVC recebeu suporte do CNPq (Proc. # 486113/2013-2).

Referências

ALMEIDA, F. S.; MAYHÉ-NUNES, A. J.; QUEIROZ, J. M. The importance of Poneromorph ants for seed dispersal in altered environments. **Sociobiology**, 60: 229-235, 2013.

BIEBER, A. G. D.; SILVA, P. S. D.; SENDOYA, S. F.; OLIVEIRA, P. S. Assessing the Impact of Deforestation of the Atlantic Rainforest on Ant-Fruit Interactions: A Field Experiment Using Synthetic Fruits. **Plos One**, 9: e90369.

BLÜTHGEN, N.; GEBAUER, G.; FIEDLER, K. Disentangling a rainforest food web using stable isotopes: dietary diversity in a species-rich ant community. **Oecologia**, 137: 426-435, 2003.

BONO, J. M.; HEITHAUS E. R. Sex ratios and the distribution of elaiosomes in colonies of the ant, *Aphaenogaster rudis*. **Insectes Sociaux**, 49: 320-325, 2002.

BOTTCHER, C. **O Consumo de Sementes e Frutos Carnosos por Formigas em Mata Atlântica: História Natural, Ecologia e Variação Espacial de uma Interação Proeminente**. PhD Thesis, Universidade Estadual de Campinas, Brasil, 2010.

BOULAY, R.; FEDRIANI, J. M.; MANZANEDA, A. J.; CERDÁ, X. Indirect effects of alternative food resources in an ant–plant interaction. **Oecologia**, 144: 72-79, 2005.

BREW, C. R.; O'DOWD, D. J.; RAE, I. D. Seed dispersal by ants: behaviour-releasing compounds in elaiosomes. **Oecologia**, 80: 490-497, 1989.

CARROL, C. R.; JANZEN, D. Ecology of foraging by ants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 4: 231–257, 1973.

CRIST, T. O. Biodiversity, species interactions, and functional roles of ants (Hymenoptera: Formicidae) in fragmented landscapes: a review. **Myrmecological News**, 12: 3-13, 2009.

CHRISTIANINI, A. V.; OLIVEIRA, P. S. The relevance of ants as seed rescuers of a primarily bird-dispersed tree in the Neotropical cerrado savanna. **Oecologia**, 160: 735–745, 2009.

CHRISTIANINI, A. V.; OLIVEIRA, P. S. Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. **Journal of Ecology**, 98: 573–582, 2010.

CHRISTIANINI, A. V.; OLIVEIRA, P. S. Edge effects decrease ant-derived benefits to seedlings ina neotropical savanna. **Arthropod-Plant Interactions**, 7: 191-199, 2013.

CHRISTIANINI, A. V.; MAYHÉ-NUNES, A. J.; OLIVEIRA, P. S. The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a Neotropical savanna. **Journal of Tropical Ecology**, 23:343–351, 2007.

CHRISTIANINI, A. V.; MAYHÉ-NUNES, A. J.; OLIVEIRA, P. S. Exploitation of fallen diaspores by ants: are there ant–plant partner choices? **Biotropica**, 44: 360–367, 2012.

CHRISTIANINI, A. V.; OLIVEIRA, P. S.; BRUNA, E. M.; VASCONCELOS, H. L. Fauna in decline: meek shall inherit. **Science**, 345: 1129, 2014.

COGNI, R.; OLIVEIRA, P. S. Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant, Gnamptogenys moelleri (Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux**, 51: 123-130, 2004.

DAVIDSON, D. W.; COOK, S. C.; SNELLING, R. R.; CHUA, T. H. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. **Science**, 300:969–972, 2003.

ELMES. G. W.; WARDLAW, J. C. The quantity and quality of overwintered larvae in five species of *Myrmica* (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Zoology**, 193: 429-446, 1981.

FERREIRA, A. V.; BRUNA, E. M.; VASCONCELOS, H. L. Seed predators limit plant recruitment in Neotropical savannas. **Oikos**, 120: 1013-1022, 2011.

FOURCASSIÉ, V.; OLIVEIRA, P. S. Foraging ecology of the giant Amazonian ant Dinoponera gigantea (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae): activity schedule, diet, and spatial foraging patterns. **Journal of Natural History**, 36: 2211-2227, 2002.

GALLEGOS, S. C.; HENSEN, I.; SCHLEUNING, M. Secondary dispersal by ants promotes forest regeneration after deforestation. **Journal of Ecology**, 102: 659-666, 2014.

GAMMANS, N.; BULLOCK, J.; SCHÖNROGGE, K. Ant benefits in a seed dispersal mutualism. **Oecologia**, 146: 43-49, 2005.

GILADI, I. Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. **Oikos**, 112: 481–492, 2006.

GÓMEZ, C.; ESPADALER, X. An update of the world survey of myrmecochorous dispersal distances. **Ecography**, 36: 1193-1201, 2013.

HANZAWA, F. M.; BEATTIE, A. J.; CULVER, D. C. Directed dispersal: demographic analysis of an ant-seed mutualism. **American Naturalist**, 131: 1-13, 1988.

HERRERA, C. M. Seed dispersal by vertebrates. In: Herrera, C.M.; Pellmyr, O. (Eds.). **Plant-animal Interactions: an Evolutionary Approach**. Oxford: Blackwell, 2002. p.185-208, 2002.

HENAO-GALLEGO, N.; ESCOBAR-RAMÍREZ, S.; CALLE, Z.; MONTOYA-LERMA, J.; ARMBRECHT, I. An artificial aril designed to induce seed hauling by ants for ecological rehabilitation purposes. **Restoration Ecology**, 20: 555-560, 2012.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts. 1990.

HORVITZ, C. C.; BEATTIE, A. J. Ant dispersal of *Calathea* (Marantaceae) by carnivorous Ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. **American Journal of Botany**, 67: 321-326, 1980.

HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. Ecology of seed dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 13: 201-228, 1982.

HUGHES, L. The relocation of ant nest entrances - potential consequences for ant-dispersed seeds. **Australian Journal of Ecology**, 16: 207-214, 1991.

HUGHES, L.; WESTOBY, M.; JURADO, E. Convergence of elaiosomes and insect prey: evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. **Functional Ecology**, 8: 358-365, 1994.

JANZEN, D. H. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. **Biotropica**, 6: 69-103, 1974.

LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Behavioral ecology of the neotropical termite hunting-ant *Pachycondyla* (=*Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 37: 373-383, 1995.

LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in Cerrado vegetation in Southeast Brazil. **Biotropica**, 30: 170–178, 1998.

LEAL, I. R.; WIRTH, R., TABARELLI, M. Seed dispersal by ants in the semi-arid Caatinga of north-east Brazil. **Annals of Botany**, 99: 885-894, 2007.

LEAL, L. C.; ANDERSEN, A. N.; LEAL, I. R. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. **Oecologia**, 174: 173-181, 2014a.

LEAL, L. C.; LIMA NETO, M. C.; OLIVEIRA, A. F. M.; ANDERSEN, A. N.; LEAL, I. R. Myrmecochores can target high-quality disperser ants: variation in elaiosome traits and ant preferences for myrmecochorous Euphorbiaceae in Brazilian Caatinga. **Oecologia**, 174: 493-500, 2014b.

LENGYEL, S.; GOVE, A. D.; LATIMER, A. M.; MAJER, J. D.; DUNN, R. R. Ants sow the seeds of global diversification in flowering plants. **PLoS One**, 4: e5480, 2009.

LIMA, M. H. C.; OLIVEIRA, E. G.; SILVEIRA, F. A. O. Interactions between Ants and Non-myrmecochorous Fruits in *Miconia* (*Melastomataceae*) in a Neotropical savanna. **Biotropica**, 45: 217–223, 2013.

MARUSSICH, W. A. Testing myrmecochory from the ant's perspective: The effects of *Datura wrightii* and *D. discolor* on queen survival and brood production in *Pogonomyrmex californicus*. **Insectes Sociaux**, 53: 403-411, 2006.

MORAIS, H. C.; BENSON, W. W. Recolonização da vegetação de Cerrado após queimada por formigas arborícolas. **Revista Brasileira de Biologia**, 48: 459-466, 1988.

MORALES, M. A.; HEITHAUS, E. R. Food gained from seed dispersal mutualism shifts sex ratios in colonies of the ant, *Aphaenogaster rudis*. **Ecology**, 79: 734-739, 1998.

NESS, J. H.; BRONSTEIN, J. L.; ANDERSEN, A. N.; HOLLAND, J. N. Ant body size predicts dispersal distance of ant-adapted seeds: implications of small ant invasions. **Ecology**, 85: 1244–1250, 2004.

OHKAWARA, K.; AKINO, T. Seed cleaning behavior by tropical antsand its anti-fungal effect. **Journal of Ethology**, 23: 93-98, 2005.

PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Ants affect the distribution and performance of *Clusia criuva* seedlings, a primarily bird-dispersed rainforest tree. **Journal of Ecology**, 90: 517-528, 2002.

PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Interactions between ants, fruits, and seeds in a sandy plain rainforest in Southeast Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, 19: 261-270, 2003.

PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Interaction between ants and fruits of *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in a Brazilian sandy plain rainforest: ant effects on seeds and seedlings. **Oecologia**, 139: 376-382, 2004.

PIE, M. R. Foraging ecology and behavior of the ponerine ant *Ectatomma opaciventre* Roger in a Brazilian savannah. **Journal of Natural History**, 38: 717-729, 2004.

PIZO, M. A.; OLIVEIRA, P. S. Interation between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic Forest of southeast Brazil. **American Journal of Botany**, 85: 669-674, 1998.

PIZO, M. A.; OLIVEIRA, P. S. The use of fruits and seeds by ants in the Atlantic forest of southeast Brazil. **Biotropica**, 32: 851-861, 2000.

PIZO, M. A.; OLIVEIRA, P. S. Size and lipid content of nonmyrmecochorous diaspores: effects on the interation with litter-foraging ants in the Atlantic rain forest of Brazil. **Plant Ecology**, 157: 37-52, 2001.

PIZO, M. A.; PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Ants as seed dispersers of fleshy diaspores in Brazilian Atlantic forests. In: Forget P-M, Lambert JE, Hulme PE, Vander Wall SB (eds). **Seed Fate: Predation and Secondary Dispersal**, 1st edn. CABI Publishing, Wallingford, Oxfordshire, UK, 2005. p. 315-329.

RAIMUNDO, R. L. G.; FREITAS, A. V. L.; OLIVEIRA, P. S. Seasonal patterns in activity rhythm and foraging ecology in the Neotropical forest-dwelling ant, *Odontomachus chelifer* (Formicidae: Ponerinae). **Annals of the Entomological Society of America**, 102: 1151-1157, 2009.

RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. S. **The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions**. 331 pp. The University of Chicago Press, Chicago, 2007.

SANTANA, F. D.; CAZETTA, E.; DELABIE, J. H. C. Interactions between ants and non-myrmecochorous diaspores in a tropical wet forest in southern Bahia, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, 29: 71-80, 2013.

SCHATZ, B.; WCISLO, W. T. Ambush predation by the ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Formicidae) on a sweat bee *Lasioglossum umbripenne* (Halictidae), in Panama. **Journal of Insect Behavior**, 12: 641–663, 1999.

SKIDMORE, B. A.; HEITHAUS, E. R. Lipid cues for seed carrying by ants in *Hepatica americana*. **Journal of Chemical Ecology**, 14: 2185-2196, 1988.

TABARELLI, M.; AGUIAR, A. V.; RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; PERES, C. A. Prospects for biodiversity conservation in the Atlantic Forest: Lessons from aging human modified landscapes. **Biological Conservation**, 143: 2328–2340, 2010.

TILLBERG, C, V.; EDMONDS, B.; FREAUFF, A.; HANISCH, P. E.; PARIS, C.; SMITH, C. R.; TSUTSUI, N. D.; WILLS, B. D.; WITTMAN, S. E.; SUAREZ, A. V. Foraging ecology of the Tropical giant hunting and *Dinoponera australis* (Hymenoptera: Formicidae)-Evavuating mechanisms for high abundance. **Biotropica**, 46: 229-237, 2014.

VASCONCELOS, H. L. Effects of disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. **Biodiversity and Conservation**, 8: 409-420, 1999.

VASCONCELOS, H. L.; PACHECO, R.; SILVA, R. C.; VASCONCELOS, P. B.; LOPES, C. T.; COSTA, A. N.; BRUNA, E. M. Dynamics of the leaf-litter arthropod fauna following fire in a neotropical woodland savanna. **Plos One**, 4: e7762, 2009.

WEISER, M. D.; SANDERS, N. J.; AGOSTI, D.; ANDERSEN, A. N.; ELLISON, A. M.; FISHER, B. L.; GIBB, H.; GOTELLI, N. J.; GOVE, A. D.; GROSS, K.; GUÉNARD, B.; JANDA, M.; KASPARI, M.; LESSARD, J. P.; LONGINO, J. T.; MAJER, J. D.; MENKE, S. B.; MCGLYNN, T. P.; PARR, C. L.; PHILPOTT, S. M.; RETANA, J.; SUAREZ, A. V.; VASCONCELOS, H. L.; YANOVIAK, S. P.; DUNN, R. P. Canopy and litter ant assemblages share similar climate-species density relationships. **Biology Letters**, 6: 769-772, 2010.

ZWIENER, V. P.; BIHN, J. H.; MARQUES, M. C. M. Ant-diaspore interactions during secondary succession in the Atlantic forest of Brazil. **Revista de Biología Tropical**, 60: 931-942, 2012.

24

Interações entre Poneromorfas e fontes de açúcar na vegetação

Thamy Evellini Dias Marques, Gabriela Castaño-Meneses, Cléa dos Santos Ferreira Mariano, Jacques H. C. Delabie

Resumo

Mutualismo é uma importante interação ecológica em que ambas as espécies são beneficiadas pela associação. Tal associação pode ser obrigatória ou facultativa, sendo obrigatória quando a sobrevivência de pelo menos uma das espécies envolvidas depende da associação. Associações mutualísticas podem ser classificadas ainda como diretas e indiretas. São consideradas como associações mutualísticas diretas quando as espécies envolvidas na interação estão diretamente em contato físico; já nas associações mutualísticas indiretas, as espécies envolvidas na associação se beneficiam sem interagir fisicamente. Associações mutualísticas são extremamente comuns entre formigas e plantas, uma vez que tais grupos são abundantes e altamente diversos ao redor do mundo. Em geral, nessas interações, as formigas encontram recursos nas plantas como locais de nidificação e alimento (e.g. líquidos açucarados), e, em contrapartida, as formigas defendem a planta contra herbívoros. Dessa maneira, as interações entre formigas e nectários extraflorais das plantas exemplificam associações mutualísticas diretas. Já as interações entre formiga-hemíptero-planta podem exemplificar interações mutualísticas indiretas, uma vez que ao se associarem com diferentes tipos de hemípteros, com a finalidade de protegê-los, as formigas podem espantar ou predar outros insetos e beneficiar indiretamente a planta hospedeira. Do ponto de vista do consumidor, qualidade e quantidade do recurso alimentar são de extrema importância para um forrageio ótimo. A variação e composição dos açúcares e aminoácidos que compõem o "honeydew" e o néctar extrafloral podem determinar a preferência das espécies de formigas por tais recursos. O "honeydew" e o néctar extrafloral podem conter aminoácidos similares em sua composição, porém o "honeydew" pode apresentar uma gama maior de açúcares em sua composição (melezitose, lactose, melibiose, maltose e rafinose) em comparação ao néctar extrafloral. No entanto, a composição dos mesmos pode variar de acordo com as espécies que os produzem. Assim, as fontes açucaradas são recursos que podem estar presentes na vegetação, tanto através do "honeydew", tanto através do néctar extrafloral e que podem estruturar e moldar a comunidade de insetos e particularmente das formigas arborícolas. As espécies pertencentes ao grupo polifilético das Poneromorfas são conhecidas por serem essencialmente carnívoras. Apesar disso, fontes de açúcar na vegetação,

MARQUES, Thamy Evellini Dias; CASTAÑO-MENESES, Gabriela; MARIANO, Cléa dos Santos Ferreira; DELABIE; Jacques H. C. Interações entre Poneromorfas e fontes de açúcar na vegetação. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 361-374.

como néctar extrafloral e o “honeydew”, também são importantes recursos para diversas espécies dessas formigas como, por exemplo, *Ectatomma tuberculatum* que pode obter de um terço à metade de seus recursos necessários em tais fontes açucaradas. Os gêneros *Odontomachus* e *Ectatomma* são os únicos entre as Poneromorfas que possuem espécies que realizam interações com hemípteros e utilizam o “honeydew” como recurso. Um número maior de táxons foi encontrado consumindo néctar extrafloral na literatura, como nos gêneros seguintes: *Acanthoponera*, *Bothroponera*, *Diacamma*, *Gnamptogenys*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Paraponera*, *Platythyrea* e *Rhytidoponera*. Os recursos açucarados disponíveis na vegetação são considerados recursos-chave que favorecem a estruturação das comunidades de insetos arborícolas nas florestas tropicais, acarretando em forte influência dos mesmos na distribuição, densidade e diversidade de formigas. Como tais recursos são fontes ricas de carboidrato relativamente previsíveis, os mesmos podem ser de extrema importância até mesmo para diversas Poneromorfas que são principalmente carnívoras. Tal fato fica evidente através dos estudos aqui citados que relatam a interação entre diversas espécies de Poneromorfas e recursos açucarados na vegetação.

Abstract

Interaction between poneromorph ants and nectar sources in vegetation - Mutualism is an important ecological interaction in which both species are benefited by the association. This association can be obligatory or facultative, and is obligatory when the survival of at least one of the species involved depends on the association. Mutualistic associations can be further classified as direct and indirect. A direct mutualistic association occurs when there is direct physical contact, whereas in indirect mutualistic associations the species involved benefit without physical interaction. Mutualistic associations are extremely common among ants and plants, because these groups are highly diverse and abundant around the world. In general, when ants are involved in these interactions, the ants use resources in plants as nesting sites and/or food (e.g., honeydew or nectar) and, in return, the ants defend the plant against herbivores. Interactions between ants and extrafloral nectaries of plants exemplify direct mutualistic associations. The interactions between ant-plant-Hemiptera can exemplify indirect mutualistic interactions, since, by associating with Hemiptera, ants may scare away or prey on other insects and benefit the plant indirectly. From a consumer point of view, quality and quantity of food resources are extremely important for optimal foraging. The variation and composition of sugars and amino acids that make up the honeydew and extrafloral nectar can determine the preference of species of ants for such resources. The honeydew and extrafloral nectar may contain amino acids similar in composition, but the honeydew may have a wider range of sugars in its composition (e.g., melezitose, lactose, melibiose, maltose and raffinose) as compared to extrafloral nectar. However, the composition of such liquids may vary according to the species that produce them.

Thus, sugars are resources that may be present in the vegetation, both through the honeydew from hemipterans or through extrafloral nectar, and these can structure and shape the insect community, particularly that of arboreal ants. The species belonging to the polyphyletic poneromorphs are known to be essentially carnivores, however, the sugar sources such as extrafloral nectar and honeydew are also considered as important for some species such as ants (e.g. *Ectatomma tuberculatum* can consume one-third to half of its requirements from sugary sources). The genera *Odontomachus* and *Ectatomma* were thought to be unique amongst the poneropmorphs in having species involved in interactions with Hemiptera and using honeydew as a resource. However, a greater number of taxa have now been observed consuming extrafloral nectar, including members of the genera *Acanthoponera*, *Bothroponera*, *Diacamma*, *Gnamptogenys*,

Neoponera, *Pachycondyla, Paraponera*, *Platythyrea* and *Rhytidoponera*. The available sugar resources in vegetation are considered key resources that favor the structuring of communities of arboreal insects in tropical forests, resulting in strong influence on the distribution, density and diversity of ants. Because such resources are rich sources of relatively predictable carbohydrates, they may be very important for several poneromorph species that have hitherto been considered to be mainly carnivorous. This fact is evident from the studies on poneromorphs cited in this chapter.

Introdução

Mutualismo é uma importante interação ecológica em que ambas as espécies associadas são beneficiadas (BOUCHER et al., 1982; BEATTIE, 1985; STADLER; DIXON, 2008). Tal associação pode ser obrigatória ou facultativa, sendo obrigatória quando a sobrevivência de pelo menos uma das espécies envolvidas depende da associação (BOUCHER et al., 1982; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Associações mutualísticas podem ser classificadas, ainda, como diretas e indiretas. São consideradas como associações mutualísticas diretas quando as espécies da interação estão em contato físico diretamente; já nas associações mutualísticas indiretas, as espécies envolvidas na associação se beneficiam sem interagir fisicamente (BOUCHER et al., 1982).

Associações mutualísticas são extremamente comuns entre formigas e plantas, uma vez que tais agregações são abundantes e altamente diversas ao redor do mundo (HUXLEY; CUTLER, 1991). Em geral, nessas interações, as formigas encontram recursos nas plantas (locais de nidificação e alimento) e, em contrapartida, as formigas defendem a planta contra herbívoros (BENTLEY, 1977a; KOPTUR, 1979; SCHEMSKE, 1980; BEATTIE, 1985). O néctar produzido por nectários extraflorais representa um dos mais importantes recursos açucarados que as formigas podem encontrar em mais de 93 famílias de angiospermas e em algumas famílias de samambaias (KOPTUR, 1992).

Embora os nectários extraflorais (NEFs) sejam glândulas produtoras de néctar, elas não estão relacionadas ao processo de polinização e estão localizadas em diversas estruturas da planta tais como pecíolos, folhas, pedúnculos florais e frutos (KOPTUR, 1992). Outro recurso açucarado, denominado "honeydew", é amplamente consumido por inúmeras espécies de formigas e pode ser encontrado em plantas, porém de forma indireta (BUCKLEY, 1987). O "honeydew" é excretado pelos hemípteros após a metabolização da seiva elaborada que é extraída do floema de sua planta hospedeira (HUXLEY; CUTLER, 1991; BUCKLEY, 1987; DELABIE, 2001).

Dessa maneira, formigas e nectários extraflorais presentes em plantas exemplificam associações mutualísticas diretas (BUCKLEY, 1987). Nessas interações, as plantas fornecem glicose e aminoácidos através dos nectários extraflorais (NEFs), enquanto as formigas conferem proteção às plantas contra possíveis danos ocasionados por herbívoros (JANZEN, 1966; ELIAS; GELBAND, 1975). Já as interações entre formiga-hemíptero-planta podem exemplificar interações mutualísticas indiretas, uma vez que ao interagirem com subordens de hemípteros como Auchenorrhyncha (membracídeos, por exemplo) e Sternorrhyncha (afídeos, coccídeos e pseudococcídeos, por exemplo), as formigas podem beneficiar a planta indiretamente (DELABIE, 2001).

Através da interação formiga-planta-hemíptero, com a finalidade de proteger os hemípteros, as formigas podem espantar ou predar outros insetos (não hemípteros) que seriam danosos para a planta hospedeira e beneficiá-la indiretamente (BUCKLEY, 1987; DELABIE, 2001; STYRSKY; EUBANKS, 2007). Ampla gama de plantas, senão todas, pode abrigar os grupos na interação descrita acima, desde gramíneas (MOYA-RAYGOZA; NAULT, 2000) a arbustos e árvores (e. g. MOREIRA; DEL-CLARO, 2005), tanto em ambientes temperados, como em tropicais (WAY, 1963; BUCKLEY, 1987).

Tais associações são em sua maioria facultativas, sendo raras as associações mutualísticas obrigatórias, sugerindo que o mutualismo obrigatório raramente ocorre (RICO-GRAY, 1993). No

entanto, entre as relações mutualísticas entre hemípteros e formigas, algumas espécies de hemípteros como o cicadelídeo mexicano *Dalbulus quinquenotatus* DeLong; Nault, não podem sobreviver e manter sua população na ausência de determinadas formigas (MOYA-RAYGOZA; NAULT, 2000).

Os NEFs geralmente são visitados por formigas não especialistas; no entanto, Janzen (1966) demonstrou que *Pseudomyrmex ferrugineus* Smith, 1877 é obrigatoriamente dependente dos recursos oferecidos pela espécie nativa da América central, *Acacia cornigera* (Fabaceae) Willd, enquanto a mesma é dependente da proteção de *P. ferrugineus.* Os NEFs presentes em *A. cornigera* constituem a principal e contínua fonte de açúcar de *P. ferrugineus.* Em contrapartida, *P. ferrugineus* é altamente agressiva e rápida, além de patrulhar *A. cornigera* durante 24 horas por dia, espantando e/ou predando insetos que seriam danosos para a planta.

Em florestas tropicais, a distribuição de formigas arborícolas e insetos no ambiente é bastante complexa, e a presença dos recursos representados por NEFs e "honeydew" é muitas vezes considerada como determinante para estruturar as comunidades (BLÜTHGEN et al., 2004). Na Amazônia venezuelana, Blüthgen et al. (2000) apontaram que as formigas amostradas utilizavam os dois tipos de recursos ao mesmo tempo, ou ao menos um, acarretando em forte influência dos mesmos na distribuição, densidade e diversidade de formigas arborícolas.

Através do efeito "bottom-up", a ocorrência de NEFs e "honeydew" pode contribuir para estruturar as comunidades (BLÜTHGEN et al., 2004). O "honeydew", no entanto, pode assumir um papel primordial na atuação do efeito "bottom-up", uma vez que pode estar sendo produzido em uma maior diversidade de espécies de plantas em relação aos NEFs (BLÜTHGEN et al. 2000; 2004). Além disso, espera-se que as formigas arborícolas dominantes irão competir pelo "honeydew", uma vez que o mesmo representa uma fonte de energia previsível dentro do território, e que seu controle acarreta interações antagonistas entre espécies ou talvez entre colônias (DAVIDSON; MCKEY, 1993).

Do ponto de vista do consumidor, qualidade e quantidade do recurso alimentar são de extrema importância para um forrageio ótimo (BLÜTHGEN et al., 2004). A variação e composição dos açúcares e aminoácidos que compõem o "honeydew" e o néctar podem determinar a preferência das espécies de formigas por tais recursos (BLÜTHGEN; FIEDLER, 2004). O "honeydew" e o néctar podem conter aminoácidos similares em sua composição, porém o "honeydew" pode apresentar uma gama maior de açúcares (melezitose, lactose, melibiose, maltose e rafinose) em comparação ao néctar extrafloral (BLÜTHGEN et al., 2004). No entanto, a composição dos mesmos pode variar de acordo com as espécies que os produzem (COOK; DAVIDSON, 2006).

Assim, as fontes açucaradas são recursos previsíveis que podem estar presentes na vegetação, sob a forma de "honeydew" ou de néctar extrafloral, e que podem estruturar e moldar a comunidade de insetos e particularmente das formigas arborícolas (BLÜTHGEN et al., 2004). Essas fontes açucaradas podem ainda ser responsáveis pela manutenção da alta biomassa de formigas que ocorre nos dosséis tropicais, uma vez que somente o consumo de outros herbívoros poderia não ser o suficiente para manter tal elevada biomassa (DAVIDSON et al., 2003; WILSON; HÖLLDOBLER, 2005).

Por isso, ressaltamos a importância desses recursos, assim como as consequências ecológicas para as formigas (consumidor) e também para outros insetos que estão interagindo de forma direta e indireta e para a planta. Devido à previsibilidade desses recursos, os mesmos podem ser importantes também para grupos de formigas que são principalmente carnívoras, e destacamos a seguir como as formigas poneromorfas podem consumi-los.

1) O consumo de honeydew e néctar por poneromorfas

As espécies pertencentes ao grupo polifilético das poneromorfas são conhecidas por serem essencialmente carnívoras (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). No entanto, fontes açucaradas também podem ser consideradas importantes para algumas espécies dessas formigas, como por exemplo, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier, 1792), que pode consumir de um terço à metade de suas necessidades nutricionais em fontes açucaradas como néctar extrafloral, "honeydew", e sob a forma de sementes coletadas no chão (DEJEAN; LACHAUD, 1992). *Ectatomma edentatum* Roger, 1863 foi apontada em alguns estudos por ser uma das espécies que se associam ao membracídeo *Guayaquila xiphias* (Fabricius, 1803) com maior frequência e consome "honeydew" (DEL-CLARO; OLIVEIRA, 1999; 2000). *Odontomachus hastatus* (Fabricius, 1804)

é uma espécie frequentemente associada à epífita *Philodendron insigne* Schott (Araceae) e consumidora do néctar extrafloral produzido pela planta (GIBERNAU et al., 2007).

No entanto, o número de exemplos de interações como os apresentados acima entre poneromorfas, hemípteros e plantas que possuem nectários extraflorais é pequeno quando comparado com espécies de outras subfamílias tais como Myrmicinae, Formicinae e Dolichoderinae (RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007). Além disso, grande parte dos estudos que realizaram levantamentos de espécies que consomem líquidos açucarados ("honeydew" e néctar extrafloral) revelam que as poneromorfas estão em menor número quando comparadas às espécies de Formicinae e Myrmicinae (DEL-CLARO; OLIVEIRA, 1999; MOREIRA et al., 2000; BLÜTHGEN et al., 2004; MOREIRA; DEL-CLARO, 2005). Evans; Leston (1971) relatam que mesmo quando alguma poneromorfa, como *Odontomachus troglodytes* (Santschi, 1914), é encontrada protegendo hemípteros e se alimentando de "honeydew", a população de formigas é sempre pequena em comparação às Myrmicinae e Formicinae.

A história evolutiva das Formicidae que realizam interações com fontes de açúcar na vegetação fornece subsídios para melhor entender essas interações de acordo com cada subfamília (MOREAU et al., 2006). As poneromorfas são mais basais e tiveram sua radiação ao nível do solo da floresta e serapilheira, juntamente com o início da radiação das angiospermas (WILSON; HÖLLDOBLER, 2005). Posteriormente, as subfamílias Myrmicinae, Formicinae e Dolichoderinae tiveram uma radiação também em direção ao dossel da floresta concomitantemente com a expansão das angiospermas, modificando assim suas fontes alimentares como, por exemplo, adição de açúcares a sua dieta (WILSON; HÖLLDOBLER, 2005; RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007).

As espécies das subfamílias Formicinae e algumas de Dolichoderinae podem ser consideradas ainda como as mais especializadas dentro de Formicidae em consumir os líquidos açucarados (DAVIDSON, 1997; 1998; 2004). Isso se deve ao fato de que nessas espécies, o aparato digestivo sofreu modificações morfológicas permitindo que as mesmas estoquem uma maior quantidade de líquidos açucarados (EISNER; BROWN, 1957). O proventrículo, por exemplo, é uma estrutura digestiva que controla o fluxo de alimento entre o estômago social ("crop") e o estômago, e esse é rígido e esclerotizado somente nas espécies dessas famílias (EISNER; BROWN, 1957). O proventrículo esclerotizado permite uma estocagem e processamento de um volume superior de líquidos em relação às espécies que possuem um proventrículo primitivo, como no caso das poneromorfas (EISNER; BROWN, 1957; DAVIDSON, 1998). Como consequência da maior estocagem de líquidos açucarados, é possível que essas espécies possuam uma maior habilidade competitiva e habilidade exploratória nos dosséis tropicais (DAVIDSON et. al, 1998).

De forma geral, as poneromorfas apresentam uma relativa dificuldade em encontrar suas presas, principalmente quando tais espécies são especialistas (WILSON; HÖLLDOBLER, 2005). Fontes de açúcar na vegetação são consideradas mais previsíveis em relação a qualquer tipo de presa (DAVIDSON; MCKEY, 1993). Dessa maneira, as poneromorfas que utilizam os recursos açucarados, assim como as espécies pertencentes a outras subfamílias de Formicidae como Myrmicinae, Formicinae e Dolichoderinae, têm certa vantagem em relação às demais poneromorfas exclusivamente carnívoras.

2) Interações entre NEFs, hemípteros e poneromorfas

Os gêneros *Odontomachus* e *Ectatomma* são os únicos entre as poneromorfas que possuem espécies que realizam interações com hemípteros e utilizam o "honeydew" como recurso permanente. Já o néctar extrafloral é um recurso utilizado por um número maior de gêneros entre as poneromorfas, uma vez que além de *Odontomachus* e *Ectatomma,* também *Neoponera, Paraponera, Acanthoponera, Diacamma, Rhytidoponera* ou *Gnamptogenys* utilizam tal recurso. De forma geral, há um número maior de gêneros e espécies em Formicidae que consomem néctar extrafloral em comparação ao consumo de "honeydew", embora ambos sejam primordialmente fontes de açúcar (BLÜTHGEN et al., 2004). Dessa maneira, o número de espécies de formigas que utilizam "honeydew" pode representar apenas uma pequena fração de um número maior de espécies que utilizam néctar extrafloral dentro de uma comunidade (BLÜTHGEN et al., 2004).

Entre as poneromorfas, as espécies do gênero *Ectatomma* são as que mais utilizam fontes açucaradas como recurso, com cinco espécies

documentadas que interagem com hemípteros e sete espécies que consomem néctar extrafloral (Tabelas 24.I e 24.II). Existe também um número maior de registros de *Ectatomma* utilizando fontes açucaradas, já que 76% das associações de hemípteros com poneromorfas são com *Ectatomma*. O mesmo padrão foi encontrado para as espécies de *Ectatomma* que consomem néctar extrafloral, já que 70% dos registros (*n*= 36) apontam esse gênero.

Embora as *Ectatomma* sejam predominantemente predadoras, algumas espécies como *Ectatomma tuberculatum, Ectatomma ruidum* (Roger, 1860)*, E. edentatum, E. brunneum* (Fabricius, 1793) foram registradas utilizando recursos açucarados mais de uma vez e em diferentes países da região Neotropical (Tabelas 24.I e 24.II). *Ectatomma edentatum,* por exemplo, exibe um comportamento de forrageio diferenciado quando encontra gotas de "honeydew" no chão, uma vez que a mesma procura os hemípteros produtores desse recurso (DEL-CLARO; OLIVEIRA, 1996).

Apesar da excreção dos líquidos procedentes do metabolismo dos hemípteros sugadores de seiva corresponder a uma necessidade básica desses insetos, espalhar gotas de "honeydew" no solo e na vegetação pode também ser considerada uma estratégia para atrair formigas a fim de que estas sejam atendidas (DEL-CLARO; OLIVEIRA, 1996). Já *E. ruidum* exibe um comportamento especializado de forrageamento (tanto para escolha da fonte alimentar, quanto para o local do forrageamento) como coletoras de néctar extrafloral (SCHATZ et al., 1995).

Quanto às interações entre *Odontomachus* e hemípteros, quatro espécies desse gênero apresentam interações com hemípteros, e o mesmo número de espécies também consome néctar extrafloral (Tabelas 24.I e 24.II). O mais antigo registro de interação entre hemípteros e espécies de *Odontomachus* foi feito na ilha de Cuba entre *Odontomachus insularis* Guérin, 1844 e *Mnemosyne cubana* Stål, 1866 (Hemiptera: Cixiidae) (MYERS, 1929). No Brasil também há estudos relatando que algumas espécies de *Odontomachus* utilizam fontes açucaradas como recurso adicional como, por exemplo, *O. haematodus* (Linnaeus, 1758) e membracídeos em cacaueiros (DELABIE, 1990; MARQUES, Obs. Pess.).

Na Amazônia brasileira, cinco interações entre *O. bauri* Emery, 1892 e ninfas de *Xedreota tuberculata* (Osborn, 1938) foram observadas (SOUZA; FRANCINE, 2010). Em cada observação, foram encontrados de dois a quatro indivíduos de *O. bauri* em atividades diurnas e noturnas. Para *O. bauri* solicitar o "honeydew", a mesma usou as antenas para pressionar a região inferior do abdômen do hemíptero, se alimentando diretamente do orifício anal de *X. tuberculata,* com as mandíbulas abertas (SOUZA; FRANCINE, 2010). O mecanismo de pressionar o abdômen do hemíptero para facilitar a ejeção do "honeydew" é comumente observado nesse tipo de interação (WAY, 1963). Além das antenas para pressionar o abdômen do hemíptero, as formigas também podem usar as pernas para pressioná-lo ou simplesmente balançá-lo (WAY, 1963).

Fora da Região Neotropical, outro registro do gênero em interação foi documentado entre *O. troglodytes* Santschi, 1914 com afídeos da espécie *Toxoptera aurantii* (Boyer De Fonscolombe, 1841) e coccídeos da espécie *Stichococcus sjostedti* Cockerell, 1903 (EVANS; LESTON, 1971). Para a proteção dos hemípteros, as formigas construíram "tetos" ou abrigos a partir de partículas de solo. De fato, é comum formigas arborícolas construírem abrigos com restos vegetais para proteger seus hemípteros mutualísticos contra predadores e chuva. (DELABIE, 2001). É bem provável que esses tetos também contribuem a evitar a fuga das espécies de hemípteros móveis, em particular os Membracidae.

Espécies diferentes de *Odontomachus* que se associam a hemípteros, como *O. hastatus, Odontomachus ruficeps* Smith, 1858*, Odontomachus brunneus* (Patton, 1894) e *Odontomachus laticeps* Roger, 1861, foram registradas consumindo néctar extrafloral (BLÜTHGEN; FIEDLER, 2004; GIBERNAU et al., 2007). A epífita *Philodendron insigne* se associa facultativamente a várias espécies de formigas arborícolas oportunistas. No entanto, a espécie que é mais eficaz na proteção de *P. insigne* é *O. hastatus*, que é a inquilina predominante, sugerindo estreita associação entre essas espécies (GIBERNAU et al., 2007). *O. brunneus* e *O. laticeps* foram encontradas associadas a outra epífita, *Caularthron bilamellatum* (Rchb. f.) R.E. Schult (Orchidaceae) (FISHER; ZIMMERMAN, 1988). No entanto, essa última associação foi apontada por ser generalista, ao contrário da interação descrita anteriormente.

O número de outras espécies e gêneros de poneromorfas que interagem com recursos açucarados na vegetação é pequeno, embora espécies

de *Neoponera* também tenham sido muito documentadas interagindo com nectários extraflorais. No entanto, outros gêneros/espécies como no caso de *Diacamma* sp., *Rhytidoponera spoliata* (Emery, 1895), *Gnamptogenys semiferox* Brown, 1958 e *Bothroponera tesseronoda* (Emery, 1877) foram raramente documentados e somente interagindo com nectários extraflorais (Tabela 24.II).

Assim, as espécies pertencentes ao grupo das poneromorfas, embora preferencialmente predadoras, também podem exibir comportamento de forrageio diferenciado quando buscam ou encontram fontes açucaradas como recurso. Além disso, também podem exibir comportamentos semelhantes às das subfamílias que são mais especializadas na busca e no uso desses recursos, tais como Myrmicinae, Formicinae ou Dolichoderinae.

3) Inferências ecológicas

Os hemípteros podem causar danos às plantas hospedeiras, no entanto, quando estão associados às formigas, essa interação pode ser benéfica às plantas (BUCKLEY, 1987; WAY; KHOO, 1992; STYRSKY; EUBANKS, 2007). Com a finalidade de proteger os hemípteros, as formigas podem atacar, predar ou dificultar a atividade de outros herbívoros, beneficiando a planta indiretamente (EUBANKS; STYRSKY, 2006; PERFECTO; VANDERMEER, 2006). Embora existam relatos de que essas interações sejam prejudiciais para a planta, 73% dos estudos revistos por Styrsky; Eubanks (2007) relatam consequências positivas para a planta hospedeira decorrentes das interações entre formigas e hemípteros.

TABELA 24.I – Resumo de 22 estudos de interações entre poneromorfas e hemípteros e as localidades de ocorrência das interações. 1, Myers (1929); 2, Evans; Leston (1971); 3, Souza; Francini (2010); 4, Delabie (1990); 5, Marques et al. obs. pess; 6, Weber (1946); 7, Lachaud et al. (1982); 8, Lachaud (1982); 9, Pratt (1989); 10, Lachaud (1990); 11, García-Pérez et al. (1991); 12, Dejean; Lachaud (1992); 13, Valenzuela-González et al. (1995); 14, Moreira et al. 2000; 15, Del-Claro; Oliveira (1996); 16, Del-Claro; Oliveira (1999); 17, Del-Claro; Oliveira (2000); 18, Moreira; Del-Claro (2005); 19, Del-Claro et al. (2006); 20, Bächtold; Del-Claro (2013); 21, Rodrigues; Cassino (2011); 22, Campos; Camacho (2014).

Subfamília	Espécies de formigas	Espécies de hemípteros	Família	Localidade	Referência
Ectatomminae	*Ectatomma brunneum*	*Guayaquila xiphias*	Membracidae	Brasil	21
	Ectatomma brunneum	*Enchenopa brasiliensis*	Membracidae	Brasil	14, 18, 19
	Ectatomma edentatum	*Guayaquila xiphias*	Membracidae	Brasil	15, 16, 17
	Ectatomma ruidum	Membracídeos sem identificação		USA, México	6, 7
	Ectatomma ruidum	Hemípteros sem identificação		Panamá	9
	Ectatomma ruidum	Hemípteros sem identificação		México	10
	Ectatomma tuberculatum	Hemípteros sem identificação		México	11
	Ectatomma tuberculatum	Membracídeos sem identificação		Brasil, USA	5, 6
	Ectatomma tuberculatum	*Toxoptera aurantii*	Aphididae	Brasil, México,	5, 8, 12, 13, 20
	Ectatomma tuberculatum	*Aphis gossypii*	Aphididae	Brasil	20
	Ectatomma tuberculatum	*Aphis spiraecola*	Aphididae	Brasil	20
	Ectatomma tuberculatum	Hemípteros sem identificação		Brasil	22
	Odontomachus bauri	*Xedreota tuberculata*	Cicadellidae	Brasil	3
Ponerinae	*Odontomachus haematodus*	Membracídeos sem identificação		Brasil	4, 5
	Odontomachus insularis	*Mnemosyne cubana*	Cixiidae	Cuba	1
	Odontomachus troglodytes	*Toxoptera aurantii*	Aphididae	Gana	2
	Odontomachus troglodytes	*Stictococcid sjostedti*	Coccidae	Gana	2

TABELA 24.II – Resumo de 42 estudos descrevendo ou notificando interações entre poneromorfas e nectários extraflorais e localidades de ocorrência das interações. 1, Cook (1904,1905); 2, Koptur (1984); 3, Bentley (1977a); 4, Bentley (1976); 5, Bentley (1977b); 6, Schemske (1980); 7, Fisher; Zimmerman (1988); 8, Devries (1991); 9, Oliveira; Pie (1998); 10, Rickson; Rickson (1998); 11, De la Fuente; Marquis (1999); 12, Schemske (1982); 13, Bennett; Breed (1985); 14, Altshuler (1999); 15, Del-Claro et al. 1996; 16, Pratt (1989); 17, Passera et al. 1994; 18, Agarwal; Rastogi (2009); 19, Pérez-Lachaud et al. (2006); 20, Oliveira; Freitas (2004); 21, Blüthgen et al. (2004); 22, Santos; Del-Claro (2001); 23, Gibernau et al. (2007); 24, Guimarães Jr. et al. (2006); 25, Mondal et al. (2013); 26, Lange et al. (2009); 27, Dáttilo et al. (2014); 28, Apple; Feener (2001); 29, Korndörfer; Del-Claro (2006); 30, Nascimento; Del-Claro (2010); 31, Byk; Del-Claro (2010); 32, Nahas; Del-Claro (2011); 33, Assunção et al. (2014); 34, Assunção et al. (2014); 35, Vilela et al. (2014); 36,Valenzuela-González et al. (1995); 37, Schatz et al. (1995); 38, Weber (1946); 39, Costa et al. (1992); 40, Horvitz; Schemske (1984); 41, Jaffe et al. (1989); 42, Dejean; Suzzoni (1997); 43, Campos; Camacho (2014).

Subfamília	Espécies de formigas	Localidade	Referência
Heteroponerinae	*Acanthoponera* sp.	Brasil	9
Ectatomminae	*Ectatomma tuberculatum*	Estados Unidos	1, 26, 36
	Ectatomma tuberculatum	Costa Rica	2, 3, 4, 5, 28
	Ectatomma tuberculatum	Panamá	7, 8, 11, 12
	Ectatomma tuberculatum	Brasil	22, 27, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 43
	Ectatomma tuberculatum	Estados Unidos	38
	Ectatomma brunneum	Brasil	22, 24, 39
	Ectatomma ruidum	Experimental	6, 37
	Ectatomma ruidum	Panamá	7, 8, 12, 16
	Ectatomma ruidum	México	17, 19
	Ectatomma ruidum	Costa Rica	28
	Ectatomma ruidum	México	41
	Ectatomma permagnum	Brasil	15, 30, 31
	Ectatomma edentatum	Brasil	20, 32, 33
	Ectatomma edentatum	México	26
	Ectatomma planidens	México	26
	Ectatomma planidens	Brasil	30, 33
	Ectatomma opaciventre	Brasil	30, 31
	Ectatomma sp.	Brasil	9, 14, 22, 29, 35
	Rhytidoponera spoliata	Austrália	21
	Gnamptogenys semiferox	Brasil	35
Ponerinae	*Bothroponera tesseronoda*	Índia	18
	Diacamma sp.	Sri Lanka, Índia, Malásia	10
	Neoponera villosa	México	26
	Neoponera villosa	Brasil	22, 31, 34
	Neoponera foetida	Brasil	31
	Neoponera obscuricornis	Brasil	31
	Neoponera unidentata	México	40
	Neoponera sp.	Costa Rica	5
	Neoponera sp.	Panamá	8
	Neoponera sp.	Índia	25
	Odontomachus brunneus	Panamá	7
	Odontomachus hastatus	Guiana Francesa	23
	Odontomachus laticeps	Panamá	7
	Odontomachus ruficeps	Austrália	21
	Pachycondyla striata	Brasil	31
Ponerinae	*Platythyrea conradti*	México (em laboratório)	42
Paraponerinae	*Paraponera clavata*	Costa Rica	13

Inúmeros trabalhos apontam que as formigas presentes em tais interações podem ser eficazes para realizar controle biológico em sistemas agrícolas (KHOO; HO, 1992; VANDERMEER, et al., 2002; EUBANKS; STYRSKY, 2006; PERFECTO; VANDERMEER 2006; JHA et al., 2012), já que as formigas podem predar ou reduzir a atividade de outros herbívoros supostamente mais prejudiciais para o "fitness" das plantas (VANDERMEER, et al., 2002). Dessa maneira, a ocorrência das interações entre formiga-hemíptero pode acarretar em efeitos negativos na densidade e riqueza de espécies de vários insetos herbívoros, assim como efeitos positivos na densidade dos hemípteros associados (STYRSKY; EUBANKS, 2007). Os efeitos benéficos que as plantas podem obter a partir da interação formiga-hemíptero também ocorrem quando as formigas se associam a nectários extraflorais, uma vez que elas podem matar ou perturbar a atividade dos herbívoros que se aproximarem da planta (RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007).

Quanto às consequências a partir das interações de nectários extraflorais, hemípteros e poneromorfas, o gênero que se destaca é *Ectatomma.* No início do século XX, *E. tubercutalum* foi observada interagindo com nectários extraflorais do algodão (*Gossypium* spp., Malvaceae), causando um decréscimo nas populações de herbívoros (larvas de *Anthonomus grandis* Boheman, 1843, Curculionidae) danosos à planta (COOK, 1904; 1905). A partir desse registro, a espécie foi indicada para ser usada num dos mais antigos programas de controle biológico dos Estados Unidos (COOK, 1904; 1905). *E. ruidum* também foi sugerida para seu uso em programa de controle biológico a partir de observações realizadas sobre a interação com hemípteros e nectários extraflorais em cultivo de algodão e citros (WEBER, 1946).

Alguns estudos no Cerrado do Brasil mostram uma rede de benefícios entre algumas espécies de *Ectatomma* (assim como outras espécies de formigas), plantas e hemípteros (quando presentes em interação) e decréscimo na abundância de alguns herbívoros (DEL-CLARO et al., 2006). No geral, existem poucos estudos que discorram sobre as consequências ecológicas envolvendo interações entre as espécies de formigas e fontes açucaradas (EUBANKS; STYRSKY, 2006; RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007) e essas consequências ecológicas precisam ser investigadas.

4) Transmissão de líquidos entre poneromorfas

As subfamílias mais derivadas da família Formicidae (e.g. Formicinae e Dolichoderinae) compartilham alimentos líquidos entre indivíduos da mesma espécie, onde o recurso coletado por poucos indivíduos pode ser consumido por muitos, através da trofalaxia (DEJEAN; SUZZONI, 1997). Tal processo ocorre quando alimentos líquidos (e.g. "honeydew" e néctar extrafloral) são regurgitados para permitir que vários outros membros da colônia se alimentem, após inicialmente ser estocados em seu "estômago social" (crop) (HÖLLDOBLER, 1985).

As poneromorfas não possuem estômago social, mas podem ser consideradas como precursoras no processo evolutivo para o comportamento especializado de transporte de líquidos (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Essa afirmação é devida ao fato de que várias espécies do grupo podem transportar líquidos por diversas estratégias, muitas vezes denominadas pseudotrofalaxia, já que não há regurgitação (LACHAUD; DEJEAN, 1991).

As espécies *E. tuberculatum* e *E. ruidum* transportam líquidos açucarados como "honeydew" e néctar extrafloral com o auxílio de suas mandíbulas (WEBER, 1946). Nesse caso, o líquido é retido na forma de uma gota pela ação conjugada da tensão superficial (que mantém a coesão do líquido) e da capilaridade (que a mantém agregada aos pelos e asperezas da região oral do inseto). Outras espécies como *Paraponera clavata* (Fabricius, 1775) (MCCLUSKEY; BROWN, 1972; HERMANN, 1975), *Odontomachus troglodytes* (EVAN; LESTON, 1971; LACHAUD; DEJEAN, 1991), *Neoponera verenae* Forel, 1922 e *Neoponera villosa, Hypoponera* sp. (HASHIMOTO et al., 1995), *Ponera coarctata* (Latreille, 1802) (LIEBIG et al., 1997) e *Platythyrea conradti* Emery, 1899 (DEJEAN; SUZZONI, 1997) também foram observadas transportando líquidos da mesma maneira.

Para acumular os líquidos açucarados em suas mandíbulas, as espécies citadas acima "lambem" sucessivamente tais líquidos, ao contrário de espécies pertencentes a outras subfamílias mais derivadas, que sugam os líquidos (PAUL; ROCES, 2003). Essa diferença no modo de forrageamento pode ser o reflexo da ausência de estômago social nas poneromorfas, que precisam acumular as gotas em suas mandíbulas e lamber, o que pode ser uma melhor estratégia em relação à sucção dos líquidos (PAUL; ROCES, 2003).

No caso das espécies citadas acima, o transporte de líquidos presos às mandíbulas e o compartilhamento através de pequenas porções para os outros indivíduos são conhecidos como "social

bucket" (HÖLLDOBLER, 1985; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Precedendo o compartilhamento de líquidos, a comunicação entre os indivíduos (e.g necessidade de alimento da colônia) pode ser realizada através de sinais de antenação entre as formigas (batidas mútuas usando as antenas) (HÖLLDOBLER, 1985).

A comunicação e compartilhamento de líquidos descritos a partir de observações de *O. troglodytes* revelaram que, após a mútua antenação, a gota de líquido presa entre as mandíbulas era transferida para as pernas traseiras e compartilhada entre os indivíduos da colônia através de pseudotrofalaxia (LACHAUD; DEJEAN, 1991). Outra adaptação para o transporte de líquidos açucarados foi encontrada em *P. conradti,* onde esses líquidos ficam presos às mandíbulas sob força da tensão superficial, o néctar extrafloral se fixando entre a cabeça, tórax e pernas anteriores (DEJEAN; SUZZONI, 1997).

Conclusões

A história evolutiva dos parceiros das interações descritas, tanto das formigas, quanto das angiospermas e dos hemípteros, conta muito sobre as atuais interações entre formiga-planta e o papel dos recursos disponíveis na planta. Dessa maneira, as subfamílias Myrmicinae, Formicinae e Dolichoderinae tiveram sua radiação a partir do solo e da serapilheira em direção ao dossel da floresta, acompanhando, de certa forma, a expansão das angiospermas e dos insetos herbívoros, tais como os hemípteros (WILSON; HÖLLDOBLER, 2005; MOREAU, et al., 2006). Em contrapartida, as poneromorfas tiveram sua radiação praticamente limitada ao chão (WILSON; HÖLLDOBLER, 2005). Esses fatos podem ter resultado na maior especialização de poucas poneromorfas nas interações com plantas e recursos açucarados disponíveis na vegetação.

Os recursos açucarados disponíveis na vegetação são considerados recursos-chave que favorecem a estruturação das comunidades de insetos arborícolas nas florestas tropicais, acarretando em forte influência dos mesmos na distribuição, densidade e diversidade de formigas. Como tais recursos são fontes ricas em carboidrato e relativamente previsíveis, os mesmos podem ser de extrema importância também para diversas poneromorfas predominantemente carnívoras. Um número maior de espécies dessas formigas que consomem néctar extrafloral foi encontrado em relação ao consumo do "honeydew", sendo que este padrão também se estende a todas as demais subfamílias de formigas que utilizam recursos açucarados como fontes nutricionais.

O fato de que poneromorfas sejam essencialmente carnívoras pode acarretar ainda na raridade de estudos sobre o forrageio dessas formigas, resultando no baixo número de estudos em comparação às formigas onívoras. Assim, um maior número de estudos sobre as interações entre fontes açucaradas disponíveis na vegetação e as poneromorfas poderia revelar uma maior diversidade dessas formigas que também podem utilizar esses recursos. Mais investigações são necessárias para demonstrar a importância ecológica desses recursos açucarados para formigas predominantemente carnívoras, tais como as poneromorfas.

Referências

AGARWAL, V. M.; RASTOGI, N. Spatio temporal dynamics and plant-part preference patterns of the plant-visiting ants and the insect herbivores of sponge gourd plants. **Journal of Asia-Pacific Entomology**, v. 12, p. 57-66, 2009.

APPLE, J. L.; FEENER, D. H. JR. Ant visitation of extrafloral nectaries of Passiflora: the effects of nectary attributes and ant behavior on patterns in facultative ant-plant mutualisms. **Oecologia**, v. 127, p. 409-416, 2001.

ALTSHULER, D. L. Novel interactions of non-pollinating ants with pollinators and fruit consumers in a tropical forest. **Oecologia**, v. 119, p. 600-606, 1999.

ASSUNÇÃO, M. A.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; DEL-CLARO, K. Do ant visitors to extrafloral nectaries of plants repel pollinators and cause an indirect cost of mutualism? **Flora**, v. 209, p. 244–249, 2014.

BÄCHTOLD, A.; DEL-CLARO, K. Predatory behavior of *Pseudodorus clavatus* (Diptera, Syrphidae) on aphids tended by ants. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 57, n. 4, p. 437-439, 2013.

BEATTIE, A. J. **The Evolutionary Ecology of Ant-plant Mutualisms**. Cambridge University Press, 1985.

BENNETT, B.; BREED, M. D. On the association between *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae) and *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae) colonies. **Biotropica**, v. 17, p. 253-255, 1985.

BENTLEY, B. L. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: Interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. **Ecology,** v. 57, p. 815-820, 1976.

BENTLEY, B. L. Extrafloral nectaries and pugnacious bodyguards. Annual **Review of Ecology and Systematics**, v. 8, p. 407-427, 1977a.

BENTLEY, B. L. The protective function of ants visiting the extrafloral nectarines *oî Bixa orellana* (Bixaceae). **Journal of Ecology**, v. 65, p. 27-38, 1977b.

BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomologic Institute** v. 71, p. 370, 2003.

BOUCHER, D. H.; JAMES, S.; KEELER, K. H. The ecology of mutualism. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 13:315-47, 1982.

BLÜTHGEN, N.; FIEDLER, K. Preferences for sugars and amino acids and their conditionality in a diverse nectar-feeding ant community. **Journal of Animal Ecology**, v. 73, p. 155-166, 2004.

BLÜTHGEN, N.; STORK, E. N.; FIEDLER, K. Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. **Oikos**, 106: 344-358, 2004.

BLÜTHGEN, N. E. S.; VERHAAGH, M.; GOITÍA, W.; JAFFÉ, K.; MORAWETZ, W.; BARTHLOTT, W. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. **Oecologia**, v. 125, p. 229-240, 2000.

BUCKLEY, R. C. Interactions involving plants, Homoptera, and ants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 18, p. 111-135, 1987.

BYK, J.; DEL-CLARO, K. Nectar- and pollen-gathering *Cephalotes* ants provide no protection against herbivory: a new manipulative experiment to test ant protective capabilities. **Acta Ethologica,** v. 13, p. 33-38, 2010.

CAMPOS, R. I.; CAMACHO, G. P. Ant–plant interactions: the importance of extrafloral nectaries versus hemipteran honeydew on plant defense against herbivores. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 8, p. 507-512, 2014.

COOK, O. F. Report on habits of kelep, or Guatemalan cotton-boll-weevil ant. **Bureau of Entomology Bulletin**, n.s., 49. Washington, DC: Government Printing Office, 1904.

COOK, O. F. Social organization and breeding habits of cotton-protecting kelep of Guatemala. **Bureau of Entomology, Technical Series 10**. Washington, DC: Government Printing Office, 1905.

COOK, S. C.; DAVIDSON, D. W. Nutritional and functional biology of exudate feeding ants. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 118, p. 1-10, 2006.

COSTA, F. M. C. B.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; OLIVEIRA, P. S. The role of extrafloral nectaries in *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in limiting herbivory: an experiment of ant protection in cerrado vegetation. **Ecological Entomology**, v. 17, p. 363-365, 1992.

DÁTTILO, W.; FAGUNDES, R.; GURKA, C. A. Q.; SILVA, M. S. A.; VIEIRA, M. C. L.; IZZO, T. J.; DÍAZ-CASTELAZO, C.; DEL-CLARO, K.; RICO-GRAY. V. Individual-Based Ant-Plant Networks: Diurnal-Nocturnal Structure and Species-Area Relationship. **PLoS One**, v. 9, n. 6, e99838, 2014.

DAVIDSON, D. W. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants**.** **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 61, p.153-181, 1997.

DAVIDSON, D. W.; COOK, S. C.; SNELLING, R. R.; CHUA, T. H. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. **Science**, v. 300, p. 969-972, 2003.

DAVIDSON, D. W.; COOK, S. C.; SNELLING, R. R. Liquid-feeding performances of ants (Formicidae): Ecological and evolutionary implications. **Oecologia**, v. 139, p. 255-266, 2004.

DEJEAN, A.; LACHAUD, J. P. Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). **Insectes Sociaux**, v. 39, n. 2, p. 129-143, 1992**.**

DEJEAN, A.; SUZZONI, J. P. Surface tension strengths in the service of a ponerine ant: A new kind of nectar transport. **Naturwissenschaften**, v. 84, p. 76-79. 1997.

DELABIE, J. H. C. The ant problems of cocoa farms in Brazil,. In R.K. Vander Meer, K. Jaffe; A. Cedeño (eds.), **Applied Myrmecology: A World Perspective**, p. 555-569, 1990.

DELABIE, J. H. C. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): An overview. **Neotropical Entomology**, v. 30, p. 501-16, 2001.

DE LA FUENTE, M. A. S.; MARQUIS, R. J. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a Neotropical rainforest tree. **Oecologia**, v. 118, p. 192-202, 1999.

DEL-CLARO, K.; OLIVEIRA, P. S. Honeydew flicking by treehoppers provides cues to potential tending ants. **Animal Behavior**, v. 51, p. 1071-1075, 1996.

DEL-CLARO, K.; OLIVEIRA, P. S. Ant-Homoptera interactions in a Neotropical savanna: the honeydew-producing treehopper *Guayaquila xiphias* (Membracidae) and its associated ant fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). **Biotropica**, v. 31, n. 1, p. 135-144, 1999.

DEL-CLARO, K.; OLIVEIRA, P. S. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. **Oecologia**, v. 124, p.156-165, 2000.

DEL-CLARO, K.; BERTO, V.; RÉU, W. Effect of Herbivore Deterrence by Ants on the Fruit Set of an Extrafloral Nectary Plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). **Journal of Tropical Ecology**, Aberdeen, v.12, p. 887-892, 1996.

DEL-CLARO, K.; BYK, J.; YUGUE, G. M.; MORATO, M. G. Conservative benefits in an ant-hemipteran association in the Brazilian tropical savanna. **Sociobiology**, v. 47, n. 2, p. 415-421, 2006.

DEVRIES, P. J. Mutualism between *Thisbeirenea* butterflies and ants, and the role of ant ecology in the evolution of larval-ant associations. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 43, p 179-195, 1991.

ELIAS, T. S.; GELBAND, H. Nectar: Its production and function in trumpet creeper. **Science,** v. 189, p. 289-291, 1975.

EUBANKS, M. D.; STYRSKY, J. D. Ant-hemipteran mutualisms: keystone interactions that alter food web dynamics and influence plant fitness. **Trophic and Guild Interactions in Biological Control**, v. 3, p. 171-189, 2006.

EVANS, H. C.; LESTON, D. A ponerinae ant (Hymenoptera, Formicidae) associated with homoptera on cocoa in Ghana. **Bulletin Entomological Research**, v. 61, p. 357-361, 1971.

GARCÍA-PÉREZ, J. A.; PEÑA-SANCHES, R.; CAMARGO-HUIQUI, P.; CHAMPALBERT, A. Rutas de forrajeo utilizadas por *Ectatomma tuberculatum* O. (Hymenoptera, Ponerinae) em una plantación de cacao em El Sononusco, Chiapas, Mexico. **Folia Entomologica Mexicana**, v. 82, p. 161-171, 1991.

FISHER, B. L.; ZIMMERMAN, J. K. Ant/orchid associations in the Barro Colorado National Monument, Panama. **Lindleyana** v. 3, p. 12-16, 1988.

GIBERNAU, M.; ORIVEL, J.; DELABIE, J. H. C.; BARABE, D.; DEJEAN, A. An asymmetrical relationship between an arboreal ponerine ant and a trash-basket epiphyte (Araceae). **Biological Journal of the Linnean Society**, *v.* **91**, p 341-346, 2007.

GUIMARÃES, J. R. P. R.; RAIMUNDO, R. L. G.; BOTTCHER, C.; SILVA, R. R.; TRIGO, J. R. Extrafloral nectaries as a deterrent mechanism against seed predators in the chemically protected weed *Crotalaria pallida* (Leguminosae). **Austral Ecology**, v. 31, p. 776-782, 2006.

HASHIMOTO, Y.; YAMAUCHI, K.; HASEGAWA, E. Unique habits of stomodeal trophallaxis in the ponerine ant *Hypoponera* sp. **Insectes Sociaux**, v. 42, p. 137-144, 1995.

HERMANN, H. R. Crepuscular and nocturnal activities of *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Entomological News**, v. 86, p. 94-98. 1975.

HÖLLDOBLER, B. Liquid food transmission and antennation signals in ponerinae ants. **Israelian Journal of Entomology**, 19: 89-99. 1985.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Cambridge, M A: Belknap Press of Harvard University Press. 1990.

HORVITZ, C. C.; SCHEMSKE, D. W. Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a Neotropical herb. **Ecology**, v. 65, p. 1369-1378, 1984.

HUXLEY, C. R.; CUTLER, D. F. **Ant-plant interactions**. Oxford: Oxford University Press. 1991.

JAFFE, K.; PAVIS, C.; VANSUYT, G.; KERMARREC, A. Ants visit extrafloral nectaries of the orchid *Spatho glottis plicata* Blume. **Biotropica**, v. 21, p. 278-79, 1989.

JANZEN, D. H. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. **Evolution**, v. 20, p. 249-275. 1966.

JHA, S.; ALLEN, D.; LIERE, H.; VANDERMEER J.; PERFECTO, I. Mutualisms and Population Regulation: Mechanism Matters. **Plos One**, v. 7, n. 8: e43510, 2012.

KHOO, K. C.; HO, C. T. The influence of *Dolichoderus thoracicus* (Hymenoptera: Formicidae) on losses due to *Helopelitis theivora* (Heteroptera: Miridae), black poddisease, and mammalian pests in cocoa in Malaysia. **Bulletin Entomological Research**, v. 82, p. 485-491, 1992.

KOPTUR, S. Facultative mutualism between weedy vetches bearing extrafloral nectaries and weedy ants I California. **American Journal of Botany**, v. 66, p. 1016-1020, 1979.

KOPTUR, S. Experimental Evidence for Defense of Inga (Mimosoideae). **Ecology**, v. 65, n. 6: 1787-1793, 1984.

KOPTUR, S. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In **Insect-Plant Interactions**, ed. E. Bernays, 4:81-129. Boca Raton,FL: CRC Press. 1992.

KORNDÖRFER, A. P.; DEL-CLARO, K. Ant defense versus induced defense in *Lafoensia pacari* (Lythraceae), a myrmecophilous tree of the Brazilian cerrado. **Biotropica,** v. 38, n. 6, p. 786-788. 2006.

LACHAUD, J. P. Las presas de *Ectatomma tuberculatum* (Roger) sobre plantas de café y cacao em El Soconusco, Chis (Hymenoptera: Formicidae). In: CONGRESSO NACIONAL DE ENTOMOLOGIA, 54, 1982, Chiapas. **Resumos...**Chiapas: Folia Entomológica Mexicana, 1982. p. 76-83.

LACHAUD, J. P. Foraging activities in some Neotropical Ponerinae ants *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera: Formicidae). **Folia Entomológica Mexicana**, v. 78, p. 241-256, 1990.

LACHAUD, J. P.; FRESNEAU, D.; GARCÍA-PÉREZ, J. A. Estude des stratégies d'approvisionnement chez trois espécies de fourmis ponerines. **Folia Entomologica Mexicana**, v. 61, p. 159-177, 1982.

LIEBIG, J.; HEINZE, J.; HÖLLDOBLER, B. Trophallaxis and aggression in the ponerine ant, *Ponera coarctata:* Implications for the evolution of liquid food exchange in the Hymenoptera. **Ethology,** v. 103, p.707-722. 1997.

LANGE, D.; DÁTTILO, W.; DEL -CLARO, K. Influence of extrafloral nectary phenology on ant-plant mutualistic networks in a neotropical savanna. **Ecological Entomology**, v. 38, n. 5, p. 463-469. 2009.

MCCLUSKEY, E. S.; BROWN. W. L. Rhythms and other biology of the giant tropical ant *Paraponera*. **Psyche**, v. 79, p. 335-347, 1972.

MONDAL, A. K.; CHAKRABORTY, T. MONDAL (PARUI), S. Ant foraging on extrafloral nectaries (EFNs) of *Ipomoea pes-caprae* (Convolvulaceae) in the dune vegetation: Ants as potential antiherbivore agents. **India Journal of Geo-Marine Sciences,** v. 42, n. 1, p. 67-74. 2013.

MOREAU, C. S.; BELL, C. D.; VILA, R.; ARCHIBALD, B.; PIERCE, N. E. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms, **Science**, v. 312, n. 5770, 101-104, 2006.

MOREIRA, V. S. S.; DEL-CLARO, K. The Outcomes of an Ant-Treehopper Association on *Solanum lycocarpum* St. Hill: Increased Membracid Fecundity and Reduced Damage by Chewing Herbivores. **Neotropical Entomology**, v. 34, n. 6, p. 881-887, 2005.

MOREIRA, V. S. S.; SEBAIO, F.; DEL-CLARO, K. Desenvolvimento de *Enchenopa brasiliensis* Strümpel (Homoptera, Membracidae) em plantas de *Solanum lycocarpum* St. Hill. (Solanaceae) no cerrado e as formigas associadas. **Revista brasileira de Zoociências**, v. 2, n. 1, p. 21-30, 2000.

MOYA-RAYGOZA, G.; NAULT, L. R. Obligatory Mutualism between *Dalbulus quinquenotatus* (Homoptera: Cicadellidae) and Attendant Ants. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 93, n. 4, p. 929-940, 2000.

MYERS, J. G. Observations on the biology of two remarkable cixiid plant-hoppers (Homoptera) from Cuba. **Psyche**, v. 34, p. 283-292, 1929.

NAHAS, L.; DEL-CLARO, K. Ant-plant interactions: absolute frequency as a better method to sample visiting ants in the extrafloral nectary-bearing plant, *Lualea multiflora* (Vochysiaceae). **Sociobiology, v. 57**, p. 253-259. 2011.

NASCIMENTO, E. A.; DEL-CLARO, K. Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamae cristadebilis* (Fabaceae) in a Neotropical savanna. **Flora, v.** 205, p. 754-756, 2010.

NÚÑEZ, J. L. A.; NAYA, M.; CALCAGNO-PISSARELLI, M. P.; OTERO, D. Behaviour of *Odontomachus chelifer* (Latreille) (Formicidae: Ponerinae) feeding on sugary liquids**. Journal Insect Behaviour**, v. 24, p. 220-229, 2011.

OLIVEIRA, P. S.; FREITAS, A. V. L. Ant–plant–herbivore interactions in the Neotropical cerrado savanna. **Naturwissenschaften**, v. 91, p. 557-570, 2004.

OLIVEIRA, P. S.; PIE. M. R. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 27, p. 161-76, 1998.

PASSERA, L.; LACHAUD, J.-P.; GOMEL, L. Individual food source fidelity in the Neotropical ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera Formicidae). **Ethology Ecology; Evolution**, v. 6, p. 13-21, 1994.

PAUL, J.; ROCES, F. Fluid intake rates in ants correlate with their feeding habits. **Journal of Insect Physiology**, v. 49, p. 347-357, 2003.

PÉREZ-LACHAUD, G.; HERATY, J. M.; CARMICHAEL, A.; LACHAUD, J-P. Biology and behavior of *Kapala* (Hymenoptera: Eucharitidae) attacking *Ectatomma*, *Gnamptogenys*, and *Pachycondyla* (Formicidae: Ectatomminae and Ponerinae) in Chiapas, Mexico. **Annals of Entomological Society of America**, v. 99, n. 3, p. 567-576, 2006.

PERFECTO, I.; VANDERMEER, J. The effect of an ant-hemipteran mutualism on the coffee berry borer (*Hypothenemus hampei*) in southern Mexico. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 117, n. 218-221, 2006.

PRATT, S. C. 1989. Recruitment and other communication behavior in the ponerinae ant *Ectatomma ruidum*. **Ethology**, 81:313-331.

RICKSON, F. R.; RICKSON, M. M. The cashew nut, *Anacardium occidentale* (Anacardiaceae), and its perennial association with ants: Extrafloral nectary location and the potential for ant defense. **American Journal of Botany**, v. 85, p. 835-849. 1998.

RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. S. **The Ecology and Evolution of Ant – Plant Interactions**. – Univ. of Chicago Press. 2007.

RODRIGUES, W. C.; CASSINO, P. C. R. Interação entre formigas e aleirodídeos (Sternorrhyncha, Aleyrodidae) em cultivo orgânico de tangerina cv. poncã (*Citrus reticulata* Blanco). **Entomo Brasilis**, v. 4, n. 3, p. 119-124. 2011.

SANTOS, J. C.; DEL-CLARO, K. Interação entre formigas, herbívoros e nectários extraflorais em *Tocoyena formosa* (Cham.; Schlechtd.) K. Schum. (Rubiaceae) na vegetação do cerrado. **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 3, n. 1, p. 77-92. 2001.

SCHATZ, B.; LACHAUD, J. P.; BEUGNON, G. Spatial fidelity and individual foraging specializations in the Neotropical ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger. **Sociobiology**, v. 26, p 269-282, 1995.

SCHEMSKE, D. W. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): An experimental analysis of ant protection. **Journal of Ecology**, v. 68, p. 959-67, 1980.

SCHEMSKE, D. W. Ecological correlates of a Neotropical mutualism: ant assembleages at *Costus* extrafloral nectaries. **Ecology**, v. 63, p. 932-41, 1982.

SOUZA, T. S.; FRANCINI, R. B. First record of trophobiotic interaction between a ponerine ant and a cicadelid bug. **Psyche, v.** 2010, Article ID 372385, 4 pgs.

STADLER, B.; DIXON, T. **Mutualism: Ants and their insect partners**, Cambridge: Cambridge University Press. 2008.

STYRSKY, J. D.; EUBANKS, M. D. Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. **Proceedings of the Royal Society of London**. **Serie B**, v. 274, p. 151-164, 2007.

VALENZUELA-GONZÁLEZ, J.; LÓPEZ-MÉNDEZ A.; LACHAUD J. P. Activity patterns and foraging activity in nests of *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera: Formicidae) in cacao plantations. **Southwestern Entomologist**, v. 20, n. 4, p. 507-515. 1995.

VANDERMEER, J.; PERFECTO, I.; IBARRA NUÑEZ, G.; PHILPOTT, S.; GARCIA BALLINAS, A. Ants (*Azteca* sp.) as potential biological control agents in shade coffee production in Chiapas, Mexico. **Agroforestry Systems**. 56, 271–276. 2002.

VILELA, A. A.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; DEL-CLARO, K. Conditional outcomes in ant-plant-herbivore interactions influenced by sequential flowering. **Flora,** n. 209, p. 359-366. 2014.

WAY, M. J. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera. **Annual Review of Entomology**, 8:307-344. 1963.

WAY, M. J.; KHOO, K. C. Role of ants in pest management. **Annual Review of Entomology**, v. 37, 479-503. 1992.

WEBER, N. A. Two common ponerine ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v. 48: 1-16. 1946.

WILSON E. O.; HÖLLDOBLER. The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation. **Proceedings of the Natural Academy of Science USA**, v. 102, n. 21, p. 7411-7414. 2005.

25

Interações formigas/ácaros, com ênfase em ácaros foréticos associados a poneromorfas

Juliana Mendonça dos Santos Lopes,
Anibal Ramadan Oliveira, Jacques H. C. Delabie

Resumo

Os ácaros são os animais mais numerosos e, paradoxalmente, menos estudados em associação com formigas. Este estudo tem como objetivo compilar informações biológicas disponíveis sobre ácaros associados às formigas, com ênfase em poneromorfas. Ácaros mirmecófilos, em geral, estão associados com apenas uma ou duas espécies de formigas. Para se fixarem ao hospedeiro e se dispersarem de um habitat para outro (fenômeno conhecido como forésia), os ácaros utilizam adaptações morfológicas especializadas. A maioria dos estudos publicados sobre os ácaros associados às formigas refere-se às formigas-de-correição. Existem poucos estudos que relatam os ácaros que interagem com as formigas poneromorfas das subfamílias Amblyoponinae, Ectatomminae e Ponerinae, provenientes da Austrália, Brasil, Japão e Estados Unidos. A maioria das famílias de ácaros registradas nesses estudos pertence à ordem Mesostigmata, principalmente à coorte Uropodina. Ácaros Mesostigmata são geralmente mais especializados que os Heterostigmatina, que por sua vez têm uma maior especificidade em relação aos hospedeiros que os Astigmatina. Os gêneros *Imparipes*, *Scutacarus*, *Petalomium* (Heterostigmatina), *Histiostoma* (Astigmatina) e *Oplitis* (Mesostigmata) aparentemente vivem nos ninhos, alimentando-se dos recursos disponíveis, e geralmente usam as formigas hospedeiras para forésia, afixando-se em regiões especializadas do corpo das formigas.

LOPES, Juliana Mendonça dos Santos; OLIVEIRA, Anibal Ramadan; DELABIE, Jacques H. C. Interações formigas/ácaros, com ênfase em ácaros foréticos associados a poneromorfas. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 375-387.

Abstract

Interaction between poneromorph ants with myrmecophilous and phoretic mites - Mites are the most numerous and, paradoxically one of the less studied animals in their association with ants. This study aims to compile available biological information about mites associated with ants, with emphasis on poneromorphs. Myrmecophilous mites, generally, are associated with only one or two species of ants. To attach to the host and to disperse from one habitat to another (a phenomenon known as phoresis), mites use specialized morphological adaptations. The majority of published studies on mites associated with ants concern army ants. There are few studies reporting mites that interact with poneromorph ants of the Amblyoponinae, Ectatomminae and Ponerinae subfamilies, these being from Australia, Brazil, Japan and United States of America. Most families of mites reported in these studies belong to the order Mesostigmata, mainly to the cohort Uropodina. Mesostigmata mites are generally more specialized than Heterostigmatina, which in turn have a higher specificity to hosts than Astigmatina. The genera *Imparipes*, *Scutacarus*, *Petalomium* (Heterostigmatina), *Histiostoma* (Astigmatina) and *Oplitis* (Mesostigmata) apparently live in ant nests, feeding on the resources available, and generally use the host ants for phoresis, attaching to specialized regions of the ant's body.

Introdução

Os ninhos de insetos sociais abrigam uma grande diversidade de artrópodes, sendo os ácaros (Arachnida: Acari) paradoxalmente os mais abundantes e menos estudados (EICKWORT, 1990). Incluem predadores, saprófagos, micófagos e polinívoros que encontram abrigo e alimento nos ninhos, embora muitos ácaros também sirvam de alimento ou usem os hospedeiros em associações foréticas para efetuar sua dispersão (KRANTZ; WALTER, 2009).

A maioria das informações sobre ácaros associados a formigas foi produzida na Europa, sendo o conhecimento sobre o assunto ainda incipiente na região Neotropical (EICKWORT, 1990). Apesar da grande diversidade de ácaros e de formigas já conhecida no Brasil, poucos estudos específicos sobre ácaros associados a formigas já foram realizados (SELLNICK, 1926; FLECHTMANN, 1968a,b; JURUENA; MEYER-CACHAPUZ, 1982). Investigações ecológicas sobre esse tipo de interações, *a priori* extremamente ricas e diversificadas, nunca foram realizadas.

Foram compiladas informações biológicas, comportamentais e ecológicas sobre ácaros Uropodina, Gamasina, Heterostigmatina e Astigmatina, principais coortes de Acari (LINDQUIST et al., 2009) que habitam ninhos e geralmente realizam forésia em formigas, com ênfase em poneromorfas *sensu* Bolton (2003).

Organismos mirmecófilos

As formigas influenciam a evolução de vários organismos, tais como os chamados mirmecófilos, que vivem em associações de simbiose, parasitismo, comensalismo e mutualismo com as formigas (WILSON, 1971; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; CUSHING, 1997). Organismos mirmecófilos podem ser encontrados próximos às colônias, nas câmaras e nos locais mais profundos dos ninhos, onde se encontram os imaturos, podendo ou não depender das formigas pelo menos em uma parte dos seus ciclos de vida (KISTNER, 1982; WHEELER, 1910; WILSON, 1971; HÖLLDOBLER, 1971; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Wasmann (1894) dividiu os organismos mirmecófilos em cinco categorias:

1- *Synechthrans*: são tratados com hostilidade pelas formigas e se alimentam geralmente de detritos ou são predadores que invadem os ninhos. Possuem agilidade e rapidez, além de mecanismos de defesa que ajudam a repelir ou se proteger das formigas.

2- *Synoeketes*: são ignorados ou tolerados pelas formigas por serem muito pequenos, lentos ou por possuírem odores neutros que os tornam imperceptíveis ou difíceis de serem capturados pelas formigas. Alimentam-se geralmente de detritos ou são predadores que invadem os ninhos.

3- *Symphiles:* são considerados verdadeiros hóspedes, sendo aceitos como membros da colônia,

podendo, inclusive, ser alimentados e cuidados pelas formigas.

4- *Ectoparasitas* e *endoparasitas*: são parasitas que vivem sobre ou no interior dos corpos dos hospedeiros, respectivamente, se alimentando de seus fluídos corpóreos.

5- *Trofobiontes*: são insetos fitófagos (ex. pulgões e cochonilhas), não dependentes das formigas, que disponibilizam exsudato (*honeydew*) ou outras substâncias nutritivas para alimentá-las em troca de proteção.

Os ninhos de formigas apresentam muitos atrativos para uma variedade de artrópodes terrestres. Wheeler (1910) enumerou um conjunto de características dos ninhos que contribuem para essa atração:

1- São usualmente abrigos permanentes habitados durante meses ou anos por sucessivas gerações de formigas.

2- Possuem, em todas as estações, temperaturas levemente mais altas que a do ambiente ao redor.

3- Possuem, geralmente, quantidades variáveis de sobras de alimentos, exúvias de pupas e formigas mortas, pelo menos nas câmaras superficiais.

4- A presença de larvas e pupas vivas representa uma fonte de recursos alimentares abundantes e altamente nutritivos para aqueles organismos que conseguem driblar a vigilância das formigas.

5- Uma vez que as formigas protegem seus ninhos de animais maiores, elas também protegem os pequenos animais que vivem dentro deles.

6- Os instintos de proteção à prole que as formigas possuem podem ser enganados e explorados, de modo que organismos que se assemelham às larvas de formigas tiram proveito do cuidado que as operárias têm com a cria.

Além das características enumeradas anteriormente, quando as formigas constroem seus ninhos, elas modificam a umidade, textura, temperatura, composição química e matéria orgânica do substrato (WAGNER et al., 1997; BOULTON et al., 2003; BEATTIE; CULVER, 1983; COLE, 1994). Por vezes, vários organismos tiram vantagem da estabilidade apresentada pelos ninhos e neles habitam, utilizando as próprias formigas como hospedeiras e mesmo como vetores para se dispersarem para novos ninhos através de forésia (DONISTHORPE, 1927).

Ácaros associados a formigas

Diversos estudos sobre ácaros associados a formigas foram publicados no final do século XIX e início do século XX (FOREL, 1874; CANESTRINI, 1881; SMITH, 1886; MONIEZ, 1892, 1894; MICHAEL, 1891, 1894; TROUESSART, 1896; JANET, 1897a,b; WASMANN, 1897, 1899, 1902, 1912; THOR, 1900; WHEELER, 1900, 1910; BERLESE, 1904; DONISTHORPE 1907, 1923a,b, 1927; KNEISSL, 1907; KARAWAJEW, 1909; SILVESTRI, 1912; MANN, 1913; BANKS, 1915, 1916; CRAWLEY, 1922; HULL, 1923; SELLNICK, 1926). No entanto, o estudo monográfico "Illustrazione iconográfica degli Acari mirmecofili" (BERLESE, 1904) foi o precursor de várias outras publicações descrevendo numerosas espécies de ácaros da América do Sul, na sua maioria associados à *Acromyrmex lundi* Guerin (Myrmicinae) (BERLESE, 1916a,b, 1918, 1920). Particularmente importante para o Brasil foi o estudo de Sellnick (1926), que descreveu espécies de Uropodina associados a formigas de correição. Informações sobre ácaros associados a formigas em nível mundial foram compiladas por Hunter; Rosario (1988), Eickwort (1990), Uppstrom (2010) e Flechtmann (2011).

Ácaros foréticos, comensais e predadores associados a formigas podem ser encontrados nas ordens Mesostigmata, Trombidiformes e Sarcoptiformes (EICKWORT, 1990; WILSON, 2005; KRANTZ; WALTER, 2009). Espécies reconhecidamente parasitas são raras e principalmente restritas aos Mesostigmata (CAMPBELL et al., 2012). Os oribatídeos (Sarcoptiformes: Oribatida) talvez sejam o grupo de ácaros mais frequentemente encontrado em formigueiros, mas essas associações são facultativas, uma vez que esses organismos não são considerados verdadeiros mirmecófilos (EICKWORT, 1990). Existem suposições de que esses ácaros podem consistir em uma importante fonte de alimento para formigas predadoras de pequeno tamanho como as do gênero *Pheidole* Westwood (WILSON, 2005). A maioria dos ácaros encontrados em depósitos dos ninhos de formigas é detritívora ou predadora de vida livre (RETTENMEYER, 1960).

Dos grupos de ácaros associados às formigas, merecem ser mencionados, por ordem de prevalência de riqueza de espécies, as coortes Astigmatina (principalmente Acaridae e Histiostomatidae), Heterostigmatina (principalmente Microdispidae, Pygmephoridae e Scutacaridae) e a ordem Mesostigmata (principalmente Laelapidae e Uropodina) (EICKWORT, 1990; CAMPBELL et al., 2012). Grande parte dos estudos sobre ácaros associados a formigas referiram-se a formigas-de-correição e foram desenvolvidos principalmente

por Richard J. Elzinga (1978, 1979, 1981, 1982a,b, 1984, 1989, 1990, 1991, 1993, 1994, 1995, 1998).

Forésia em interações ecológicas entre ácaros e formigas

Forésia é um fenômeno no qual um animal, ativamente, procura e se fixa à superfície de outro animal por um período limitado de tempo, durante o qual o animal afixado (chamado forético) para de se alimentar e se desenvolver. Isso pode resultar na sua dispersão de um ambiente desfavorável para um ambiente favorável ao seu desenvolvimento individual ou de sua progênie (FARISH; AXTELL, 1971; OCONNOR, 1982; LINDQUIST, 1970, 1975). Organismos foréticos não são parasitas, mas se associam a outros animais ao menos em um dos estágios de desenvolvimento (HUNTER; ROSARIO, 1988). Tais associações tendem a beneficiar o ácaro, mas o efeito sobre o hospedeiro varia de nenhuma vantagem para possivelmente prejudicial, ou até fortemente benéfico (HUNTER; ROSARIO, 1988).

A capacidade de localizar, de se fixar a um hospedeiro e de sobreviver ao transporte de um habitat para outro requer adaptações especializadas muito visíveis em ácaros foréticos (SAMSINAK, 1965; LINDQUIST, 1975). Sugere-se um longo período de coevolução, envolvendo adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais, a fim de que esses organismos sejam capazes de se dispersar fixados às formigas e passar longos períodos sem se alimentar durante a fase forética (HUNTER; ROSARIO, 1988, EICKWORT, 1990).

Associações foréticas entre ácaros e formigas são comuns, mas o modo pelo qual os ácaros realizam forésia sobre as formigas varia de acordo com três estratégias distintas: (1) dispersão através de adultos (2) dispersão através de deutoninfas e (3) dispersão acidental, sem estágios especializados em forésia (LEHTINEN, 1987). Em fases não foréticas, os ácaros se alimentam nos locais habitados por seus hospedeiros (HUNTER; ROSARIO, 1988). Ácaros obrigatoriamente associados às formigas geralmente têm seu ciclo de vida sincronizado com o ciclo de vida do hospedeiro de modo que o instar forético é produzido em um tempo apropriado do ciclo da colônia (SAMSINAK, 1965; LINDQUIST, 1975; EICKWORT, 1990). Quando alguma formiga abandona seu ninho materno durante o voo de acasalamento, forrageamento, ou no processo de migração das colônias, o ácaro forético a acompanha, depositado em uma pupa, em uma larva ou em um ovo, carregado no corpo de algum alado ou de alguma operária (DONISTHORPE, 1927).

Especificidade dos ácaros mirmecófilos

Na maioria das vezes, espécies de ácaros mirmecófilos são associadas a apenas uma ou duas espécies de formigas (LEHTINEN, 1987). Em um estudo realizado em Ohio, nos Estados Unidos, Campbell et al. (2012) apontaram que duas espécies de formigas coabitando o mesmo ninho ou habitats próximos possuem espécies de ácaros diferentes a elas associadas, comprovando que existe a escolha de um hospedeiro preferencial quando disponível. Além disso, este estudo mostrou que ácaros Mesostigmata são geralmente mais especializados do que os da coorte Heterostigmatina, que por sua vez possuem maior especificidade aos seus hospedeiros do que os da coorte Astigmatina.

Ácaros foréticos também são especializados em relação ao local do corpo das formigas escolhido para fixação (DONISTHORPE, 1927). O grau de constância em que um ácaro seleciona o local de fixação no corpo do seu hospedeiro sugere coevolução. Por exemplo, locais do corpo da formiga constantemente ocupados sugerem relação estreita entre os ácaros e seus hospedeiros (LINDQUIST, 1975). Em um estudo realizado na Bahia, com ácaros foréticos associados às operárias de diferentes espécies do gênero *Neoponera* Emery (Ponerinae), 70% das deutoninfas foréticas de *Histiostoma* spp. (Astigmatina: Histiostomatidae) ocorriam agarradas às mandíbulas da formiga, 70% das fêmeas de *Oplitis* spp. (Uropodina: Oplitidae) agarradas às pernas e 85% das fêmeas foréticas de *Petalomium* spp. (Heterostigmatina: Pygmaphoridae) estavam afixadas ao esternito pronotal (LOPES et al., 2013b, 2014). Em espécies polimórficas, os ácaros foréticos são desproporcionalmente mais abundantes em operárias maiores (BERGHOFF et al., 2009).

Ácaros associados a formigas Poneromorfas

Existem dez estudos publicados que relatam algum tipo de interação entre ácaros e formigas poneromorfas (Tabela 25.I). Banks (1916) identificou quinze espécies de ácaros associados

a três espécies de poneromorfas da Austrália continental e Tasmânia: *Amblyopone australis* Erichson (Amblyoponinae), *Brachyponera lutea* Mayr (Ponerinae) e *Rhytidoponera metallica* Smith (Ectatomminae). Outros nove estudos descrevem ácaros interagindo com poneromorfas nos EUA (HUNTER; FARRIER, 1975; UPPSTROM, 2010, CAMPBELL et al., 2012), Japão (MARUYANA et al., 2013) e Brasil (FEITOSA et al., 2012; GUERRA et al., 2012; LOPES et al., 2013a,b, 2014). A maioria das famílias de ácaros relatadas nesses estudos pertenceu à ordem Mesostigmata, principalmente à coorte Uropodina (Tabela 1).

Poucas informações estão disponíveis sobre a ecologia de ácaros associados a formigas poneromorfas. Os gêneros *Imparipes* Berlese, *Scutacarus* Gros, *Petalomium* Cross (Heterostigmatina), *Histiostoma* Kramer (Astigmatina) e *Oplitis* Berlese (Uropodina) vivem aparentemente dentro dos ninhos, alimentando-se dos recursos ali disponíveis, e utilizam as formigas, geralmente adultas, para forésia, fixando-se a regiões bem específicas do corpo delas (UPPSTROM, 2010; CAMPBELL et al., 2012; MARUYANA et al., 2013; LOPES et al., 2013a,b, 2014). Fêmeas foréticas de *Scutacarus* são comumente fixadas à cápsula cefálica (Figura 25.1A), fêmeas foréticas de *Petalomium* principalmente ao esternito pronotal (Figura 25.1B), deutoninfas foréticas de *Histiostoma* preferencialmente próximo às mandíbulas (Figura 25.1C) e *Oplitis* preferencialmente às pernas (Figura 25.1D). *Cosmolaelaps* Berlese spp. têm sido encontrados nos ninhos, principalmente sobre pupários (Figura 25.1E). A natureza destas relações (parasitismo, forésia) com as formigas ainda não foi devidamente esclarecida, mas não podemos excluir que os ácaros levam vantagens da posição ocupada sobre a cria para serem dispersos quando as formigas mudam o local da colônia, o que é bastante comum em *Neoponera* spp. (LOPES et al., 2013a,b, 2014). Por sua vez, ácaros do gênero *Proctolaelaps* Berlese podem ser predados por formigas poneromorfas (GUERRA et al., 2012).

FIGURA 25.1 - Ácaros associados à *Neoponera* spp. A- fêmea de *Scutacarus*. B- fêmea forética de *Petalomium* sp. C - deutoninfas foréticas de *Histiostoma* sp. D – fêmea de *Oplitis* sp. E - adultos e imaturos *Cosmolaelaps* sp

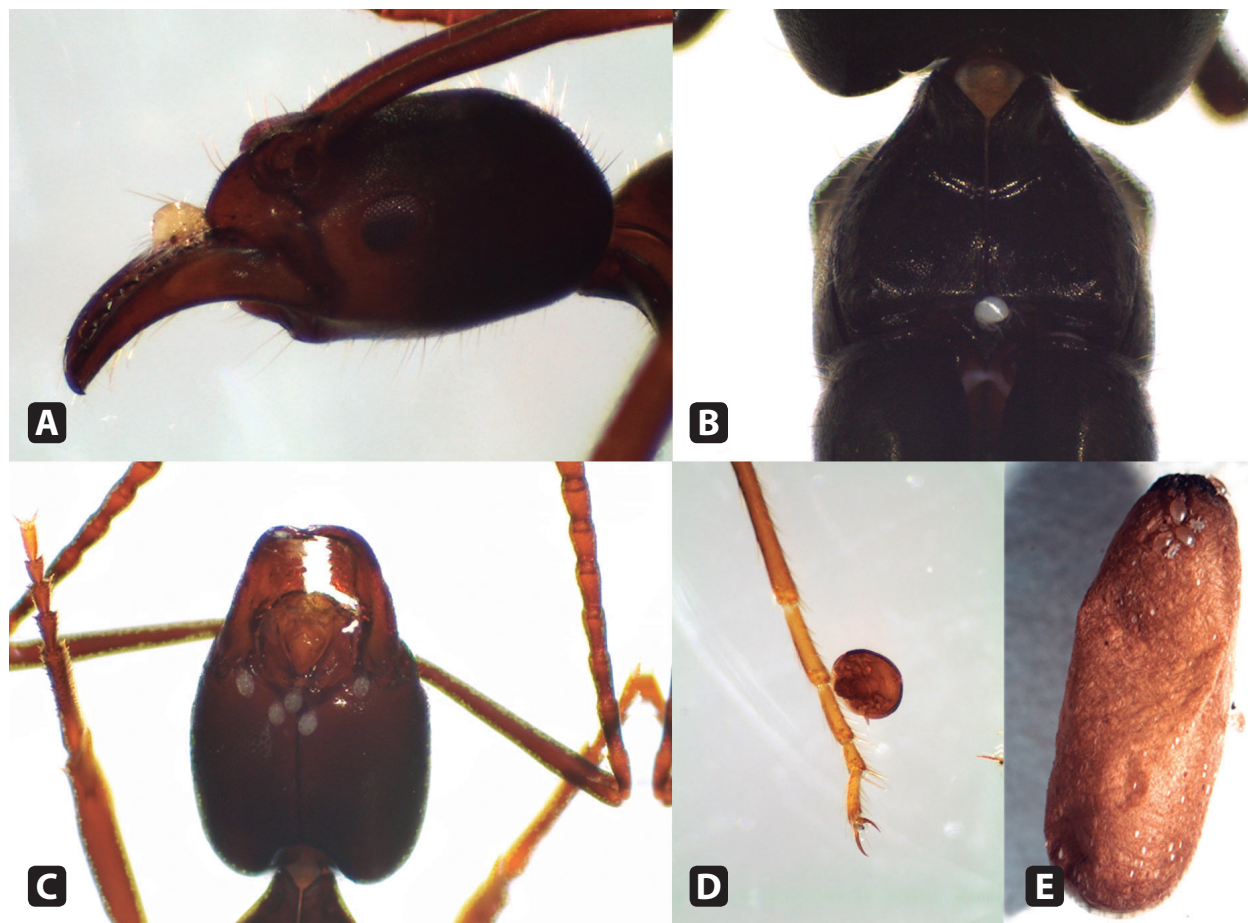



TABELA 25.I – Síntese das informações apresentadas em trabalhos com relatos de associações entre ácaros e formigas poneromorfas, com destaque **em negrito** para as associações que indicam forésia

Família	Espécie de ácaro	Formiga hospedeira	Estágio	Localização no hospedeiro	Tipo de relação	País	Referência
Antennophoridae	*Antennophorus emarginatus*	*Ponera lutea*	-	-	-	Austrália	Banks (1916): 231
Astigmatina[2]	**-**	***Anochetus hohenbergiae***	**Imago**	**-**	**Forésia**	**Brasil**	**Feitosa et al. (2012): 258**
Erythraeidae	*Rhyncholophus attolus*	*Ponera lutea*	-	-	-	Austrália	Banks (1916): 225
Galumnidae	*Galumma antalata*	*Amblyopone australis*	-	-	-	Tasmânia	Banks (1916): 238
Galumnidae	*Galumma antalata*	*Rhytidoponera metallicum*	-	-	-	Tasmânia	Banks (1916): 238
Histiostomatidae	***Histiostoma* spp. (hypopus)**	***Neoponera inversa***	**Imago**	**Próximo à mandíbula**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2013a)**
Histiostomatidae	***Histiostoma* spp. (hypopus)**	***Neoponera verenae***	**Imago**	**Próximo à mandíbula**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al .(2013a)**
Histiostomatidae	***Histiostoma* spp. (hypopus)**	***Neoponera apicalis***	**Imago**	**Próximo à mandíbula**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2013a)**
Histiostomatidae	***Histiostoma* spp. (hypopus)**	***Neoponera inversa***	**Imago**	**-**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2013b)**
Histiostomatidae	***Histiostoma* spp. (hypopus)**	***Neoponera verenae***	**Imago**	**-**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al .(2013b)**
Histiostomatidae	***Histiostoma* spp. (hypopus)**	***Neoponera apicalis***	**Imago**	**-**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2013b)**
Histiostomatidae	***Histiostoma* spp. (hypopus)**	***Neoponera villosa***	**Imago**	**Próximo à mandíbula**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2014)**
Histiostomatidae	***Histiostoma* spp. (hypopus)**	***Neoponera verenae***	**Imago**	**Próximo à mandíbula**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al .(2014)**
Histiostomatidae	***Histiostoma* spp. (hypopus)**	***Neoponera apicalis***	**Imago**	**Próximo à mandíbula**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2014)**
Laelapidae	***Cosmolaelaps* sp.**	***Neoponera villosa***	**Principal-mente pupa**	**-**	**Forésia ?**	**Brasil**	**Lopes et al. (2014)**
Laelapidae	***Cosmolaelaps* sp.**	***Neoponera verenae***	**Principal-mente pupa**	**-**	**Forésia ?**	**Brasil**	**Lopes et al. (2014)**
Laelapidae	***Cosmolaelaps* sp.**	***Neoponera apicalis***	**Principal-mente pupa**	**-**	**Forésia ?**	**Brasil**	**Lopes et al. (2014)**
Melicharidae	*Proctolaelaps* sp.	*Odontomachus sp.*	Imago	-	Predação (formiga comendo ácaro)	Brasil	Guerra et al. (2012):14
Oplitidae	*Oplitis exopodi*	*Brachyponera solitaria*	Imago	-	-	EUA	Hunter; Farrier (1975): 623
Oplitidae	***Oplitis* spp.**	***Neoponera inversa***	**Imago**	**Pernas e gáster**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2013a)**
Oplitidae	***Oplitis* spp.**	***Neoponera verenae***	**Imago**	**Pernas e gáster**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2013a)**
Oplitidae	***Oplitis* spp.**	***Neoponera apicalis***	**Imago**	**Pernas e gáster**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2013a)**
Oplitidae	***Oplitis* spp.**	***Neoponera inversa***	**Imago**	**-**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2013b)**
Oplitidae	***Oplitis* spp.**	***Neoponera verenae***	**Imago**	**-**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2013b)**
Oplitidae	***Oplitis* spp.**	***Neoponera apicalis***	**Imago**	**-**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2013b)**
Oplitidae	***Oplitis* spp.**	***Neoponera villosa***	**Imago**	**Pernas**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2014)**
Oplitidae	***Oplitis* spp.**	***Neoponera verenae***	**Imago**	**Pernas**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2014)**
Oplitidae	***Oplitis* spp.**	***Neoponera apicalis***	**Imago**	**Pernas**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2014)**
Parasitidae	*Cyrtolaelaps femoralis*	*Rhytidoponera metallica*	-	-	-	Tasmânia	Banks (1916): 228
Parasitidae	*Cyrtolaelaps gracilipes*	*Rhytidoponera metallica*	-	-	-	Austrália	Banks (1916): 228
Parasitidae	*Cyrtolaelaps gracilipes*	*Ponera lutea*	-	-	-	Austrália	Banks (1916): 228
Parasitidae	*Parasitus inversus*	*Rhytidoponera metallica*	-	-	-	Austrália	Banks (1916): 229
Parasitidae	*Parasitus lyratus*	*Amblyopone australis*	-	-	-	Tasmânia	Banks (1916): 229

Família	Espécie de ácaro	Formiga hospedeira	Estágio	Localização no hospedeiro	Tipo de relação	País	Referência
Pygmephoridae	***Petalomium* spp.[2]**	***Neoponera inversa***	**Imago**	**Esternito Pronotal**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2013a)**
Pygmephoridae	***Petalomium* spp.[2]**	***Neoponera verenae***	**Imago**	**Esternito Pronotal**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2013a)**
Pygmephoridae	***Petalomium* spp.[2]**	***Neoponera apicalis***	**Imago**	**Esternito Pronotal**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2013a)**
Pygmephoridae	***Petalomium* spp.[2]**	***Neoponera inversa***	**Imago**	**-**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2013b)**
Pygmephoridae	***Petalomium* spp.[2]**	***Neoponera verenae***	**Imago**	**-**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2013b)**
Pygmephoridae	***Petalomium* spp.[2]**	***Neoponera apicalis***	**Imago**	**-**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2013b)**
Pygmephoridae	***Petalomium* spp.**	***Neoponera villosa***	**Imago**	**Esternito Pronotal**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2014)**
Pygmephoridae	***Petalomium* spp.**	***Neoponera verenae***	**Imago**	**Esternito Pronotal**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2014)**
Pygmephoridae	***Petalomium* spp.**	***Neoponera apicalis***	**Imago**	**Esternito Pronotal**	**Forésia**	**Brasil**	**Lopes et al. (2014)**
Scutacaridae	***Imparipes* sp.10**	***Ponera pennsylvanica***	**Imago**	**-**	**Forésia**	**EUA**	**Uppstrom (2010):76**
Scutacaridae	***Imparipes* sp.10[1]**	***Ponera pennsylvanica***	**Imago**	**-**	**Forésia**	**EUA**	**Campbell et al. (2012):36**
Scutacaridae	***Imparipes* sp.9**	***Ponera pennsylvanica***	**Imago**	**-**	**Forésia**	**EUA**	**Uppstrom (2010): 76**
Scutacaridae	***Imparipes* sp.9[1]**	***Ponera pennsylvanica***	**Imago**	**-**	**Forésia**	**EUA**	**Campbell et al. (2012):36**
Scutacaridae	***Scutacarus* sp.**	***Brachyponera chinensis***	**Imago**	**Cabeça – face**	**Forésia**	**Japão**	**Maruyana et al (2013):142**
Scutacaridae	***Scutacarus* sp.**	***Ponera pennsylvanica***	**Imago**	**-**	**Forésia**	**EUA**	**Uppstrom (2010):77**
Scutacaridae	***Scutacarus* sp.[1]**	***Ponera pennsylvanica***	**Imago**	**-**	**Forésia**	**EUA**	**Campbell et al. (2012):36**
Trombidiidae	*Trombidium aequalis*	*Ponera lutea*	-	-	-	Austrália	Banks (1916): 226
Uropodidae	*Trachyuropoda constricta*	*Ponera lutea*	-	-	-	Austrália	Banks (1916): 231
Uropodidae	*Uropoda amblyoponae*	*Amblyopone australis*	-	-	-	Tasmânia	Banks (1916): 233
Uropodidae	*Uropoda apicata*	*Ponera lutea*	-	-	-	Austrália	Banks (1916): 233
Uropodidae	*Uropoda convexifrons*	*Rhytidoponera metallica*	-	-	-	Tasmânia	Banks (1916): 234
Uropodidae	*Uropoda dentifrons*	*Rhytidoponera metallica*	-	-	-	Tasmânia	Banks (1916): 235
Uropodidae	*Uropoda longifrons*	*Rhytidoponera metallica*	-	-	-	Austrália	Banks (1916): 236
Uropodidae	*Uropoda obliquifrons*	*Amblyopone australis*	-	-	-	Tasmânia	Banks (1916): 237

[1]Espécies não identificadas em Campbell et al. (2012), mas sua identificação foi inferida a partir de Uppstrom (2010).

[2]Erroneamente chamado de *Petalaeus* spp. em Lopes et al. (2013a,b)

[3]Família não identificada no trabalho original.

Biologia e ecologia dos gêneros *Cosmolaelaps*, *Oplitis*, *Petalomium* e *Histiostoma* associados a formigas poneromorfas

Os ácaros do gênero *Cosmolaelaps* Berlese pertencem à família Laelapidae (Mesostigmata: Gamasina) que é composta principalmente por predadores de vida livre, habitantes das camadas superficiais do solo (KRANZ; WALTER, 2009). A maioria das espécies desse gênero cosmopolita vive no solo e na serrapilheira. Podem ser encontrados, frequentemente ou ocasionalmente, em ninhos de mamíferos ou artrópodes ou diretamente associados a insetos (EVANS; TILL, 1966; HUNTER E ROSARIO, 1988; KRANZ; WALTER, 2009). São capazes de invadir formigueiros e cupinzeiros e desenvolvem grandes populações (ZEMAN, 1982; KARG, 1985; EICKWORT, 1990; BEAULIEU, 2009). Lopes et al. (LOPES et al., 2014) registraram *Cosmolaelaps vacua* (Michael) entre os mais abundantes ácaros dentro dos formigueiros de *Neoponera apicalis* Latreille, *N. verenae* Forel, *N. villosa* Fabricius, encontrados geralmente sobre ovos, larvas e principalmente pupas. Presume-se que sejam requeridas adaptações muito especializadas para que esses organismos mirmecófilos sejam tolerados nos ninhos, principalmente junto à cria, particularmente vigiada pelas operárias (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Como esses ácaros não possuem estruturas especializadas de fixação, é possível que sejam levados de um ninho ao outro, agregados a ovos, larvas e pupas carregados pelas operárias durante a remoção da colônia, como Donisthorpe (1927) mostrou para alguns ácaros associados com Dorylinae durante a migração dessas formigas-de-correição.

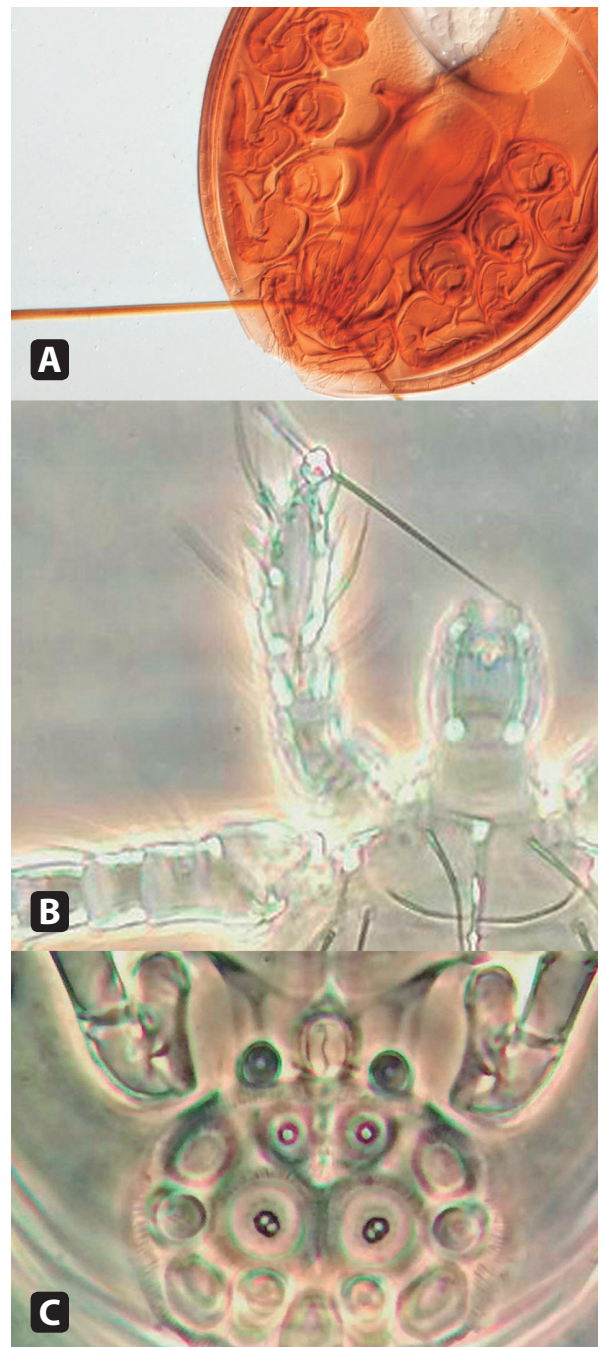
Ácaros do gênero *Oplitis* Berlese pertencem à coorte Uropodina (Mesostigmata), família Oplitidae, composta por habitantes da serrapilheira, orifícios em troncos e habitats subcorticais, embora a maioria das espécies conhecidas sejam mirmecófilas pelo menos no estágio adulto (KRANTZ; WALTER, 2009). Trata-se de um gênero cosmopolita (HIRCHMAN; HUTU, 1974), e esses ácaros provavelmente se alimentam de fungos, pólen e detritos orgânicos como os demais Uropodina (ELZINGA, 1978). Possui uma estrutura em forma de escova (*internal malae*), altamente especializada, associada às suas peças bucais, o que sugere que eles possam se alimentar de partículas pequenas e detritos orgânicos diminutos (LEHTINEN, 1987). Janet (1897a) relatou pela primeira vez *Oplitis* afixados aos esporões tibiais das pernas de formigas para forésia, hábito esse confirmado por diversos autores (DONISTHORPE, 1927; HUNTER; FARRIER 1975; LEHTINEN, 1987, CAMPBELL et al., 2012, LOPES et al., 2013b, 2014). Lopes et al. (2013a,b, 2014) registraram *Oplitis* spp. entre os mais abundantes grupos de ácaros dentro dos ninhos de *Neoponera apicalis*, *N. inversa*, *N. verenae* e *N. villosa*. A maioria deles consistiu em fêmeas foréticas fixadas às cerdas das pernas de operárias hospedeiras, às quais os ácaros se fixam através das quelíceras (LOPES et al., 2013b, 2014) (Figura 25.2A). É provável que imaturos, machos e fêmeas de *Oplitis* se alimentem de recursos disponíveis dentro dos ninhos e que realizem forésia na forma de fêmeas fixadas às pernas de adultos durante mudanças das colônias, como descrito por Donisthorpe (1927).

O gênero *Petalomium* Cross pertence à família Pygmephoridae (Prostigmata: Heterostigmatina) e inclui ácaros fungívoros. Presume-se que ao se alimentarem de fungos que se desenvolvem sobre os cadáveres de formigas nos ninhos, os ácaros ajudam a controlar fungos entomopatogênicos dentro das colônias (UPPSTROM; KLOMPEN, 2011). Sabe-se que na escassez de alimentos desenvolvem fêmeas foréticas (EBERMANN; RACK, 1982; KRANTZ; WALTER, 2009). Ácaros do gênero *Petalomium* são extremamente específicos quanto à localização de sua fixação no corpo das formigas. São encontrados na região do esterno, entre o primeiro e o segundo par de coxas, na base das antenas e raramente nas pernas das formigas (EBERMANN; RACK, 1982; BERGHOFF et al, 2009; UPPSTROM; KLOMPEN, 2011; CAMPBELL et. al, 2012). Lopes et al (2013a,b, 2014) registraram *Petalomium* spp. entre os mais frequentes ácaros dentro dos formigueiros de *N. apicalis*, *N. inversa*, *N. verena*e e *N. villosa*. Todos os indivíduos encontrados foram fêmeas foréticas afixadas às cerdas localizadas entre as coxas, com o auxílio do empódio, bem desenvolvido da perna I (LOPES et al., 2013b, 2014) (Figura 25.2B). É provável que larvas, machos e fêmeas reprodutivas de *Petalomium*, se alimentem de fungos dentro dos ninhos, e que a dispersão seja realizada através de fêmeas foréticas fixadas às cerdas entre as coxas das formigas adultas durante o processo de mudança de localização da colônia (DONISTHORPE, 1927).

O gênero *Histiostoma* Kramer pertence à família Histiostomatidae (Sarcoptiformes: Astigmatina) que é composto por espécies filtradores, que alimentam-se de detritos ou bactérias em filmes de água (OCONNOR, 1982). Durante seu ciclo biológico, desenvolvem facultativamente uma deutoninfa forética, conhecida como "*hypopus*", que não se alimenta e é específica do mecanismo de dispersão (EICKWORT, 1990). Deutoninfas foréticas são encontradas principalmente na cabeça, antenas e peças bucais das formigas hospedeiras (DONISTHORPE, 1927). Em situações de estresse do formigueiro, a população de deutoninfas pode aumentar descontroladamente dentro dos ninhos, podendo levar as formigas à letargia e gradualmente à morte (DAVEY, 1945). Em casos extremos, os *hypopus* não funcionam apenas para a dispersão, funcionam também como formas de resistência, pois são capazes de sobreviver em condições adversas, com grandes variações na amplitude térmica e na umidade do ambiente. Ao encontrar-se de volta em ambiente favorável, a deutoninfa forética se transforma em imago capaz de se alimentar e procriar (OCONNOR, 1982; OCONNOR, 2009). Lopes et al. (2013a,b, 2014) registraram deutoninfas foréticas de *Histiostoma* spp. entre os mais abundantes ácaros dentro de formigueiros de *N. apicalis*, *N. inversa*, *N. verena*e e *N. villosa*. A maioria foram localizadas nas mandíbulas de operárias ou próximos a essas, afixadas através de ventosas ventrais (LOPES et al., 2013b, 2014) (Figura 25.2C). É provável que estágios (não foréticos) de *Histiostoma* que vivem dentro dos ninhos de formigas se alimentam de detritos ou bactérias e se dispersam na forma de deutoninfas quando as colônias se mudam (DONISTHORPE, 1927).

Agradecimentos

Agradecemos ao projeto “Rede Multidisciplinar de Estudos sobre Formigas Poneromorfas do Brasil” (PRONEX FAPESB-CNPq 001-2009), que proporcionou uma importante oportunidade para a integração de especialistas em diferentes aspectos do estudo sobre poneromorfas e organismos associados com estas formigas no Brasil. Os autores expressam seus agradecimentos a Kaitlin Uppstrom, Hans Klompen, Carlos Flechtmann, pela assistência com referências. JMSL agradece ao *Acarology Summer Program* (2014) e ao *Acarology Laboratory - The Ohio State University,* pela oportunidade de aprendizado e busca por referências bibliográficas. Este estudo foi fomentado pelas agências CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), Capes (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brasília, Brasil) e Fapesb (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia).

FIGURA 25.2 - A - *Oplitis* sp. afixado à cerda da perna de *Neoponera* sp. através das quelíceras. B – *Petalomium* sp. - afixado à cerda de *Neoponera* sp. através das unhas do empodio da perna 1. C – Deutoninfa forética de *Histiostoma* sp. mostrando as ventosas ventrais.

Referências

BANKS, N. Two Mexican myrmecophilous mites. **Psyche**, v. 22, p. 60-61, 1915.

BANKS, N. Acarians from Australian and Tasmanian ants and ant-nests. **Proceedings of the Royal Society of South Australia**, v. 40, p. 224-40, 1916.

BEATTIE, A.J.; CULVER, D.C. The nest chemistry of two seed-dispersing ant species. **Oecologia**, v. 56, p. 99-103, 1983.

BEAULIEU, F. Review of the mite genus *Gaeolaelaps* Evans; Till (Acari: Laelapidae), and description of a new species from North America, *G. gillespiein*. sp. **Zootaxa**, v. 2158, p. 33-49, 2009.

BERGHOFF, S. M.; WURST, E.; EBERMANN, E.; SENDOVA-FRANKS, A.B.; RETTENMEYER, C.W.; FRANKS, N. R. Symbionts of societies that fission: mites as guests or parasites of army ants. **Ecological Entomology**, v. 34, p. 684-695, 2009.

BERLESE, A. Illustrazione iconografica degli Acari mirmecofili. **Redia**, v.1, p. 299-474, 1904.

BERLESE, A. Centuria prima di acari nuovi. **Redia**, v. 12, p. 19-67, 1916a.

BERLESE, A. Centuria seconda di acari nuovi. **Redia**, v. 12, p. 125-177, 1916b.

BERLESE, A. Centuria quarta di acari nuovi. **Redia**, v. 13, p. 125-177, 1918.

BERLESE, A. Centuria quinta di acari nuovi. **Redia**, v. 14, p. 143-195, 1920.

BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Museum Entomological Institute**, v. 71, p. 1-370, 2003.

BOULTON, A. M.; JAFFEE, B. A.; SCOW, K. M. Effects of a common harvester ant (*Messor andrei*) on richness and abundance of soil biota. **Applied Soil Ecology**, v. 23, p. 257-265, 2003.

CAMPBELL, K. A. U.; KLOMPEN, H., CRIST, T.O. The diversity and host-specificity of mites (Acari) associated with ants (Formicidae): the roles of ecological and life-history traits of ant hosts. **Insectes Sociaux**, v. 60, p. 31-41, 2012.

CANESTRINI, R. Contribuzione allo studio degli acari parassiti degli insetti. **Atti della Sociata veneto-trentina di Scienze Naturali residente in Padova**, v. 7, p.154-178, 1881.

COLE, B. J. Nest architecture in the Western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis* (Cresson). **Insectes Sociaux**, v. 41, p. 401-410, 1994.

CRAWLEY, W. Myrmecophilous notes. **Entomologist's Record and Journal of Variation**, v. 34, p. 51-52, 1922.

CUSHING, P. E. Myrmecomorphy and myrmecophily in spiders: a review. **Florida Entomologist**, v. 80, p. 165–193, 1997.

DAVEY, H.W. *Parasites of ants*. **Victorian Naturalist**, v. 62, p. 105, *1945*.

DONISTHORPE, H. British myrmecophilous Acarina. **Hastings and East Sussex National**, v. 2, p. 65-67, 1907.

DONISTHORPE, H. Myrmecophilous notes for 1922. **Entomologists Record and Journal of Variation**, v. 35, p. 1-9, 1923a.

DONISTHORPE, H. *Acanthomyops (Donisthorpea) brunneus*, Latr., a species of Formicidae new to Britais. **Entomologists Record and Journal of Variation**, v. 35, p. 21-23, 1923b.

DONISTHORPE, H. **The guests of British ants: their habits and life-histories**. George Routledge; Sons, London, 244 p**.,** 1927.

EBERMANN, E.; RACK, G. Zur biologie einer neuen myrmecophilen Art der Gattung *Petalomium* (Acari, Pygmephoridae). **Entomologische Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Hamburg**, v. 115, p. 175–191, 1982.

EICKWORT, G. C. Associations of mites with social insects. **Annual Review of Entomology**, v. 35, p. 469-488, 1990.

ELZINGA, R. J. Holdfast mechanisms in certain uropodine mites (Acarina: Uropodina). **Annals of the entomological Society of America**, v.71, n. 6, p. 896–900, 1978.

ELZINGA, R. J. Evolution of the holdfast structures in *Planodiscus-Antennequesoma-Coxequesoma* complex of army ant mites. **Recent Advances in Acarology**, v. 2, p. 447-450, 1979.

ELZINGA, R. J. The generic status and six new species of *Trichocylliba* (Acari: Uropodina). **Acarologia**, v. 23, p. 3-18, 1981.

ELZINGA, R. J. The genus *Coxequesoma* (Acari: Uropodina) and descriptions of four new species. **Acarologia**, v. 23, p. 215-224, 1982a.

ELZINGA, R. J. The genus *Antennequesoma* (Acari: Uropodina) and descriptions of four new species. **Acarologia**, v. 23, p. 321-325, 1982b.

ELZINGA, R. J. Distribution of Army Ant Mites and Leafhoppers, Paraguay. **National Geographic Society Research reports**, v. 16, p. 233-237, 1984.

ELZINGA, R. J. *Habeogula cauda* (Acari: Uropodina), a new genus and species of mite from the army ant *Labidus praedator* (F. Smith). **Acarologia**, v. 30, p. 341-344, 1989.

ELZINGA, R. J. Two new species of *Planodiscus* (Acari: Uropodina), range extensions and a synonomy within the genus. **Acarologia**, v. 31, p. 229-233, 1990.

ELZINGA, R. J. Two new elongate species of *Planodiscus* (Acari: Uropodina) with a key to the known species. **Acarologia**, v. 32, p. 109-114, 1991.

ELZINGA, R. J. Larvamimidae, a new family of mites (Acari: Dermanyssoidea) associated with army ants. **Acarologia**, v. 34, p. 95-103, 1993.

ELZINGA, R. J. Two new species of *Circocylliba* (Acari: Uropodina) and range extensions for previously described species. **Acarologia**, v. 35, p. 217-221, 1994.

ELZINGA, R. J. Six new species of *Trichocylliba* (Acari: Uropodina) associated with army ants. **Acarologia**, v. 36, p. 107-115, 1995.

ELZINGA, R. J. A genus and five new species of mites (Acari: Ascidae) associated with army ants (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 31, p. 351-361, 1998.

EVANS, G.O.; TILL, W.M. Studies on the British Dermanyssidae (Acari: Mesostigmata), Part II Classification. **Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology**, v. 14, p. 109-370, 1966.

FARISH, D. J.; AXTELL R. C. Phoresy redefined and examined in *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina: Macrochelidae). **Acarologia**, v. 13, p. 16-29, 1971.

FEITOSA, R. M.; LACAU, S.; DA ROCHA, W. D.; OLIVEIRA, A. R.; DELABIE, J. H. C. A giant new arboreal species of the ant genus *Anochetus* from Brazil (Formicidae: Ponerinae). **Annales de la Société Entomologique de France (Nouvelle série)**, v. 43, n. 3-4, p. 253-259, 2012.

FLECHTMANN, C. H. W. Nota sobre ácaros associados a sauveiro. **Revista de Agricultura**, Piracicaba, v. 43, n. 2, p. 54, 1968a.

FLECHTMANN, C. H. W. Sobre alguns ácaros associados a um sauveiro. **Anais da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"**, Piracicaba, v. 25, p. 171-172, 1968b.

FLECHTMANN, C. H. W. **Acari x Arthropoda (Archaeognatha, Insecta, Araneae, Scorpionida, Opilionida, Acari, Myriapoda, Tardigrada), Crustacea, Mollusca and Annelida: references at hand in Brazil with Carlos H.W. Flechtmann, at Universidade de São Paulo**. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, São Paulo. 787p., 2011.

FOREL, A. Les Fourmis de la Suisse. **Neue Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften**, v. 26, p. 1–447, 1874.

GUERRA, T. J.; ROMERO, G. Q.; COSTA, J. C.; LOFEGO, A. C.; BENSON, W. W. Phoretic dispersal on bumblebees by bromeliad flower mites (Mesostigmata, Melicharidae). **Insectes Sociaux**, v. 59, n. 1, p. 11-16, 2012.

HIRSCHMANN, W.; HUTU, M. Gangsystematik der Parasitiformes. Teil 187. Uropodiden-Forschung und die Uropodiden der Erde, geordnet nach dem Gangsystem und nach den Ländern in zoogeographischen Reichen und Unterreichen. **Acarologie, Schriftenheihe für Vergleichende Milbenkunde**, v. 20, p.6-36, 1974.

HÖLLDOBLER, B. Communication between ants and their guests. **Scientific American**, v. 224, p. 86-93, 1971.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Cambridge: Harvard Univ Press, 1990. 732 p.

HULL, J. E. New myrmecophilous Gamasids. **Annals and Magazine of the Natural History of London**, v. 12, p. 610-616, 1923.

HUNTER, P. E.; FARRIER. M. H. Mites in the genus *Oplitis* Berlese (Acarina: Uropodidae) associated with ants (Hymenoptera: Formicidae) in the southeastern United States Part I. **Acarologia**, v. 17, p. 595-623, 1975.

HUNTER, P.; ROSARIO, R. Associations of Mesostigmata with other arthropods. **Annual Review of Entomology**, v. 33, p. 393–417, 1988.

JANET, C. M. Sur les rapports de *l'Antennophorus uhlmanni* Haller avec le *Lasius mixtus* Nyl. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences**, Paris, v. 124, p. 583-585, 1897a.

JANET, C. M. Sur les rapports du *Discopoma comata* Berlese, avec le *Lasius mixtus* Nylander. **Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences**, Paris, v. 124, p. 102-105, 1897b.

JURUENA, L. F.; MEYER-CACHAPUZ, L. M. Ocorrência de ácaros em formigueiro artificial de formigas saúva *Atta sexdens piriventris* Santschi, 1919 (Hym., Formicidae). **Agronomia Sulriograndense**, Porto Alegre, v. 18, n. 2, p. 125-128, 1982.

KARAWAJEW, W. Myrmecophilen aus Transkapien. **Russkoe Entomologicheskoe Obozrenie**, v. 3, p. 227-237, 1909.

KARG, W. Zwei neue Raubmilbenarten der Untergattung *Cosmolaelaps* Berlese, 1903 (Gattung *Hypoaspis* Can., 1884) aus Termitennestern (Acarina, Parasitiformes). **Deutsche Entomol. Zeitschr**, v. 32, p. 233-237, 1985.

KISTNER, D. H. The social insects' bestiary. *In* H. R. Hermann (Ed.), **Social insects**, New York: Academic Press, v. 3. 1982. p. 2-244.

KNEISSL, L. *Uroobovella wasmanni* Kneissl, eine neue myrmekophile Milbe. **Zeitschrift fur wissenschaftliche Insektenbiologie**, v. 3, p. 190-191, 1907.

KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. **A Manual of Acarology**. Third Edition. Texas Tech University Press; Lubbock, Texas, 807pp., 2009.

LEHTINEN, P. T. Association of uropodid, prodinychid, polyaspid, antennophorid, sejid, microgynid, and zerconid mites with ants. **Entomologisk Tidskrift**, v. 108, p. 13–20, 1987.

LINDQUIST, E. E. Relationships between mites and insects in forest habitats. **Canadian Entomologist**, v. 102, p. 978-984, 1970.

LINDQUIST, E. E. Associations between mites and other arthropods in forest floor habitats. **Canadian Entomologist**, v. 107, p. 425–437, 1975.

LINDQUIST, E. E.; KRANTZ, G. W.; WALTER, D. E. Order Mesostigmata. *In* Krantz, G. W., Walter, D. E. (Eds.), **A Manual of Acarology** (3rd ed.), TX: Texas Tech University Press, Lubbock. 2009. p. 124-232.

LOPES, J. M. S.; VELOSO, D. C.; SILVA, V. M.; SANTOS, R. J.; MARIANO, C. S. F.; DELABIE, J. H. C.; OLIVEIRA, A. R. Ácaros (Arachnida: Acari) associados a formigas do gênero *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae) no sudeste da Bahia, Brasil. *In*: **Anais do IV Simpósio Brasileiro de Acarologia**, Bento Gonçalves, Rio Grande do Sul, Brasil, 2013a.

LOPES, J. M. S.; SILVA, V. M.; VELOSO, D. C.; SANTOS, R. J.; MARIANO, C. S. F.; DELABIE, J. H. C.; OLIVEIRA, A. R. Associações entre ácaros (Arachnida: Acari) e formigas do gênero *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae) no sudeste da Bahia, Brasil: abordagens ecológicas prelminares. *In*: **Anais do XI Congresso de Ecologia do Brasil**, Porto Seguro, Bahia, Brasil, 2013b.

LOPES, J. M. S.; SILVA, R. A.; SILVA, V. M.; MARIANO, C. S. F.; DELABIE, J. H. C.; OLIVEIRA, A. R. Mites riding ants: could they be useful for inferences on conservation? *In*: **Anais of XIVth International Congress of Acarology**, Kyoto, Japan, 2014.

MANN, W. M. Literature for 1912 on the behavior of ants and myrmecophiles**. Journal of Animal Behavior**, v. 3, p. 429-445, 1913.

MARUYAMA, M.; KOMATSU, T.; KUDO, S.; SHIMADA, T.; KINOMURA, K. **The Guests of Japanese Ants.** Minamiyana, Japan: Tokai University Press, 2013. xii + 208 p.

MICHAEL, A. D. On the association of Gamasidae with ants. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 1891, n. 4, p. 638-570, 1891.

MICHAEL, A. D. VI- Notes on the Uropodinae. **Journal of the Royal microscopical Society**, v. 1894, p 289-319, 1894.

MONIEZ, E. Mémoires sur quelques acariens et Thysanoures parasites ou commensaux des fourmis. **Revue Biologique du Nord de la France**, v. 4, p. 1-12, 1892.

MONIEZ, E. Sur quelques arthropodes trouvés dans des fourmilières. **Revue Biologique du Nord de la France**, v. 6, p. 201-215, 1894.

OCONNOR, B. M. Evolutionary ecology of astigmatid mites. **Annual Review of Entomology**, v. 27, p. 385–409, 1982.

OCONNOR, B. M. Cohort Astigmatina. *In*: G. W. Krantz; D. E. Walter (Eds.), **A Manual of Acarology** (3rd ed.), TX: Texas Tech University Press, Lubbock. 2009. p. 565-657.

RETTENMEYER, C. Behavior, abundance and host specificity of mites found on Neotropical army ants (Acarina; Formicidae: Dorylinae). **Proceedings of the 11th International Congress of Entomology**, Vienna, v. 1, p. 610–612, 1960.

SAMSINAK, K. Relations between mites and insects. **Zeszyty Problemowe Postepow Nauk Rolniczych**, v. 65, p. 77–87, 1965.

SELLNICK, M. Alguns novos ácaros (Uropodidae) mirmecófilos e termitófilos. **Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, v. 26, p. 29-56, 1926.

SILVESTRI, F. Contribuzioni alla conoscenza dei mirmecofili. **Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agrarian della Facoltá Agraria in Portici**, v. 6, p. 222-245, 1912.

SMITH, J. Ants' nests and theirs inhabitants. **The American Naturalist**, v. 20, n. 8, p. 679-687, 1886.

THOR, S. Milben als Ameisenfeinde. **Nyt magazine for Naturvidenskaberne**, v. 37, p. 375-377, 1900.

TROUESSART, E. Première note sur les Acariens commensaux des fourmis. **Bulletin de la Société entomologique de France**, p. 235-236, 1896.

UPPSTROM, K. A. **Mites (Acari) associated with the ants (Formicidae) of Ohio and the harvester ant, *Messor pergandei*, of Arizona**. 2010. MS thesis, The Ohio State University, xix + 228 p.

UPPSTROM, K. A.; KLOMPEN, K. Mites (Acari) associated with the desert seed harvester ant, *Messor pergandei* (Mayr). **Psyche**, v. 2011, p. 1-7, 2011.

WAGNER, D.; BROWN, J. F.; GORDON, D. M. Harvester ant nests, soil biota and soil chemistry. **Oecologia**, v. 112, p. 232-236, 1997.

WASMANN, E. **Kritisches Verzeichniss der Myrmecophilen und Termitophilen Arthropoden**. Felix Dames, Berlin, 1894. xi + 231p.

WASMANN, E. Über einige myrmecophile Acarinen. **Zoologischer Anzeiger**, v. 531, p. 170-173, 346-350, 1897.

WASMANN, E. Weitere Nachträge zum Verzeichniss der Ameisengäste von Holländisch Limburg. **Tijdschrift voor Entomologie**, v. 42, p. 158-171, 1899.

WASMANN, E. Zur Kenntnis der myrmecophilen *Antennophorus* und anderer auf Ameisen und Termiten reitender Acarinen. **Zoologischer Anzeiger**, v. 25, p. 66-76, 1902.

WASMANN, E. The ants and their guests. **Annual Report Smithsonian Institute**, p. 455-474, 1912.

WHEELER, W. M. The habits of *Myrmecophila nebrascensis* Bruner. **Psyche**, v. 9, p. 111-115, 1900.

WASMANN, E. **Ants: their Structure, Development and Behavior**. New York, Columbia University Press, 1910. xxv + 663p.

WILSON, E, O. **The insect societies**. Cambridge, MA: Belknap Press, 1971. 548 p.

WASMANN, E. Oribatid mite predation by small ants of the genus *Pheidole*. **Insectes Sociaux**, v. 52, p. 263-265, 2005.

ZEMAN, P. Two new species of Hypoaspidinae (Acari: Mesostigmata: Dermanyssidae) associated with ants. **Věstnik Československé Společnosti Zoologické** (Praha), v. 46, p. 231-237, 1982.

Colêmbolos e outros inquilinos de formigueiros de poneromorfas

Gabriela Castaño-Meneses, José G. Palacios-Vargas,
Ana Flávia Ribeiro do Carmo

Resumo

Existe uma grande variação e diversidade nos ninhos que as formigas poneromorfas constroem, desde aquelas que só utilizam cavidades em troncos, frutos caídos ou em folhas enroladas no solo, até as que podem ter câmaras escavadas no solo que vão de 20 a 60 cm de profundidade. Estes formigueiros constituem, como para outros grupos de Formicidae, ambientes particulares que podem também ser habitados por alguns organismos da fauna edáfica e que exibem graus distintos de associação com formigas. Apresentamos a seguir uma visão geral dos microartrópodes que vivem nos ninhos destas formigas, com ênfase em Collembola, com informações sobre sua morfologia, biologia e o tipo de interações que estabelecem. Além disso, apresentamos informações sobre os ninhos nos quais foram encontrados colêmbolos e outros grupos de organismos associados, análises da riqueza e dominância de espécies, assim como a presença de microartrópodes nos formigueiros de diferentes espécies de poneromorfas, principalmente os ninhos de Ponerinae em cacauais. Neste ambiente, foram estudados os formigueiros de duas espécies de *Neoponera*: *N. villosa* (Fabricius) e *N. inversa* (Smith), além de *Mayaponera constricta* (Mayr) em que foi observada a presença de colêmbolos. Os colêmbolos encontrados nestes ninhos pertencem às famílias Cyphoderidae, Isotomidae, Entomobryidae, Brachystomellidae, Neanuridae, Sminthurididae e Neelidae, sendo que as duas primeiras apresentam maior abundância. *Cyphoderus similis*, *Folsomides parvulus* e *Proisotoma minima* foram espécies comuns aos ninhos das três espécies estudadas. Apresentamos informações originais sobre a distribuição dos colêmbolos presentes em formigueiros de poneromorfas, discutindo seu papel ecológico e suas interações. São citados pela primeira vez colêmbolos das famílias Sminthurididae e Neelidae em ninhos de formigas.

CASTAÑO-MENESES, Gabriela; PALACIOS-VARGAS, José G.; CARMO, Ana Flávia Ribeiro do. Colêmbolos e outros inquilinos de formigueiros de poneromorfas. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 389-401.

Abstract

Collembola and other guests of poneromorph nests - There is a high diversity and variation in the nests of poneromoph ants, ranging from those that only use holes in branches, fallen fruits or rolled leaves on the forest floor, to those that can use or form cavities in the soil from 20 to 60 cm in deep. As with nests of other groups of Formicidae, these nests constitute particular environments that can be inhabited by certain edaphic fauna, which exhibit varying degrees of association with the ants. In the present work a revision of the microathropods that inhabit nests of poneromorph ants is made, with special focus on springtails (Hexapoda: Collembola). General information about their morphology, biology and type of interaction that these microarthropods have with ants is given. Also, information is provided about ant nests where springtails and other associated groups are found, and an analysis on the species richness and dominant species is given; the presence of microarthropods in nests of different poneromorph ant species is also presented. Detailed information on nests of *Neoponera* and *Mayaponera* in cocoa plantations is provided. In these plantations, nests of three ant species, *Neoponera villosa*, *N. inversa* and *Mayaponera constricta*, had several springtails inside. The springtails found in those nests belong to the families Cyphoderidae, Isotomidae, Entomobryidae, Brachystomellidae, Neanuridae, Sminthurididae and Neelidae, with the two first families having the highest abundance, and *Cyphoderus similis*, *Folsomides parvulus* and *Proisotoma minima* being the most abundant species and present in the nests of the three ant species studied. New data about distribution of springtails inhabiting nests of poneromorph ants are included in this chapter, discussing their ecological role and their interactions. Springtails of Sminthruridae and Neelidae families are recorded for first time in nest of ants.

Introdução

As formigas denominadas poneromorfas por Bolton (2003) constituem um grupo parafilético (KELLER, 2011) que inclui cerca de 1.700 espécies descritas em 55 gêneros de seis subfamílias (BOLTON et al., 2006). Todas elas são principalmente predadoras e têm uma ampla distribuição em nível mundial, ocupando uma grande diversidade de habitats, mais frequentemente em zonas tropicais e subtropicais. Essas formigas podem também ser encontradas, em menor proporção, em florestas temperadas, desertos e regiões semiáridas (WILSON; HÖLLDOBLER, 2005).

Dada a grande variedade de habitats que podem ocupar, as poneromorfas apresentam uma ampla heterogeneidade em seus hábitos de nidificação, com espécies que só utilizam cavidades em troncos, frutos caídos, folhas enroladas no solo, até as que podem ter câmaras escavadas no solo que vão dos 20 a 60 cm de profundidade (ANTONIALLI JR.,; GIANNOTTI, 2001). Existem ainda casos de variações dentro de uma mesma espécie, como em *Odontomachus brunneus* (Patton), cujos ninhos podem variar de duas a 17 câmaras, com profundidades de 18-184 cm (CERQUERA; TSCHINKEL, 2010). Da mesma forma, podem-se encontrar ninhos com apenas algumas dezenas de indivíduos, como em *Gnamptogenys*, ou com centenas ou milhares de indivíduos, como em algumas espécies de *Leptogenys* (KASPARI; VARGO, 1995).

Os ninhos de formigas são estruturas bastante estáveis, que geralmente permanecem por longos períodos de tempo, sendo reconhecidos como locais singulares capazes de propiciar abrigo para uma grande diversidade de organismos, principalmente de artrópodes, que apresentam diferentes graus de associação com as formigas e o meio. Esses organismos, de maneira geral, são conhecidos como mirmecófilos ou inquilinos (KRONAUER; PIERCE, 2011).

Alguns hospedeiros de formigueiros visitam os ninhos somente em busca de alimentos, e apresentam hábitos alimentares diferentes, desde predadores, detritívoros, comensais e até mesmo endo e ectoparasitas. Outros, no entanto, têm maior afinidade com as formigas e chegam, às vezes, a depender do ninho para completar parte do seu ciclo de vida.

Nos ninhos há acúmulo de matéria orgânica formada por detritos, alimentos armazenados

e produtos de excreção. Esses recursos podem ser aproveitados por diferentes grupos de organismos associados, que chegam a estabelecer relações muito estreitas para explorar tais recursos, convivendo com as formigas sem serem atacados ou desalojados do ninho. Em espécies que formam grandes colônias, como as formigas granívoras do gênero *Pogonomyrmex* e as cortadeiras de folhas, tais como *Atta* spp., tal acúmulo de matéria orgânica pode ser de enorme importância como aporte de nutrientes no solo (WAGNER et al., 1997; HUDSON et al., 2009), além de recursos disponibilizados para as comunidades de organismos edáficos. No entanto, em formigas com populações menores, tais como *Pachycondyla harpax* (Fabricius), os ninhos também são fontes importantes de nutrientes (HORVITZ; SCHEMSKE, 1986) e constituem um ambiente propício para muitos animais que vivem associados a tais ambientes, e que possuem ainda, às vezes, adaptações morfológicas e estratégias comportamentais que facilitam sua permanência nos ninhos (GEISELHARDT et al., 2007).

A grande diversidade de grupos que podem ser encontrados associados a este tipo de habitat indica o potencial de pesquisa que este tema possui, pois praticamente todos os grupos taxonômicos de artrópodes podem ser encontrados em formigueiros, inclusive alguns vertebrados, como répteis (VAZ-FERREIRA et al., 1970). Os ácaros e os coleópteros (principalmente Staphylinoidea) são os grupos reconhecidos com a maior riqueza de espécies associadas a formigueiros (EICKWORT, 1990; LAPEVA-GJONOVA, 2013), enquanto outros habitantes frequentes, como é caso dos colêmbolos, têm recebido relativamente pouca atenção, embora seu papel como detritívoros possa ser importante para a manutenção das condições físicas e microclimáticas da colônia.

No caso das formigas poneromorfas, no entanto, pouco se sabe sobre a fauna associada a seus ninhos, em particular microartrópodes tais como colêmbolos, que contam apenas com alguns registros isolados.

Microartrópodes em ninhos de formigas

Diversos estudos têm mostrado que os ninhos de formigas são ambientes propícios à liberação de nutrientes, particularmente nos solos (BOULTON; AMBERMAN, 2006). Assim, a fauna edáfica é frequentemente encontrada associada a tais ninhos, uma vez que neles existe uma alta densidade de bactérias e fungos (FRIESE; ALLEN, 1993) que servem de alimento a diferentes grupos de microartrópodes que, ao alimentarem-se deles, favorecem a mineralização de nutrientes e os processos de decomposição.

Embora vários grupos de microartrópodes tenham sido registrados em ninhos de formigas, talvez os que tenham recebido maior atenção foram os ácaros (EICKWORT, 1990) e Zygentoma. Esses últimos são comuns em formigueiros e mostram uma associação estreita com formigas legionárias (RETTENMEYER, 1963; MOLERO-BALTANÁS et al., 1998, BERGHOFF; FRANKS, 2007; MENDES et al., 2011). Há também várias espécies de Zygentoma que foram descritas associadas a poneromorfas, como *Malayatelura ponerophila* Mendes, von Beeren; Witte, com *Leptogenys distinguenda* (MENDES et al., 2011) e *Grassiella wheeleri* (Escherich), com *Pachycondyla harpax* (MENDES; SCHMID, 2010).

Outros grupos de microartrópodes, tais como Diplura, Protura e Symphyla, também foram registrados para algumas espécies de formigas (KISTNER, 1982; KRONAUER; PIERCE, 2011).

Colêmbolos em ninhos de formigas

Um dos primeiros estudos que chamou a atenção sobre a grande diversidade de organismos que habitam os formigueiros é o de Smith (1886), que reconheceu cinco grupos principais de mirmecófilos: 1) aqueles que são capturados pelas formigas e levados para os ninhos como parte da sua dieta; 2) espécies que são encontradas nos ninhos apenas num estágio larval; 3) organismos adultos para os quais não se sabe se os estágios juvenis se desenvolvem no ninho; 4) espécies que são frequentemente encontradas nos ninhos, mas também ocorrem em outros ambientes, e 5) parasitas verdadeiros das formigas, que se alimentam dos adultos ou de sua cria.

Existe uma grande diversidade de habitantes em ninhos de formigas, que foram reconhecidos desde o final do século XIX. Wasmann (1894) registrou 1.177 espécies de artrópodes inquilinos de ninhos de formigas num estudo pioneiro sobre mirmecófilos. Nesse trabalho, mais de 84% (993) dos organismos citados eram coleópteros, enquanto apenas oito espécies de colêmbolos foram registradas. Neste caso, essas foram consideradas pertencentes a uma família (Poduridae) de Thysanura e, por isso, a maioria dos nomes utilizados não é

mais válida. Uma das espécies mencionada pertence ao gênero *Cyphoderus* Nicolet e, desde então, esse é reconhecido como *panmirmecófilo* (que se associa com muitas espécies diferentes de formigas) (WASMANN, 1894; DONISTHROPE, 1915). Essa panmirmecofilia tem sido frequentemente relacionada à *Cyphoderus albinus* Nicolet. Finalmente, quando se procura ver a quais formigas estes organismos se encontram associados no estudo de Wasmann, todas eram das subfamílias Myrmicinae e Formicinae, não havendo nenhum registro para as poneromorfas.

Diversos estudos têm focalizado a ocorrência de colêmbolos associados a ninhos de formigas, embora, na maioria dos casos, a formiga hóspede não é identificada ou, pelo contrário, se o nome da formiga hóspede é fornecido, os Collembola são somente mencionados como grupo. Por exemplo, Conway (1990, 2003) menciona Collembola como novo registro de mirmecófilos para *Myrmecocystus mexicanus* Wesmael, mas não fornece nenhum detalhe, nem mesmo sobre a família a que pertencem os colêmbolos encontrados, de forma semelhante aos mencionados associados à *Myrmecocystus mendax* Wheeler. Na Tabela 26.I apresentamos os registros de espécies de colêmbolos associados a formigas na literatura.

Kistner (1982), em sua revisão sobre os hospedeiros em ninhos de formigas, menciona vários gêneros de colêmbolos, tais como *Onychiurus* Gervais, *Mesaphorura* Börner, *Xenylla* Tullberg, *Arlesia* Handschin, *Folsomides* Stach, *Isotomiella* Bagnall, *Lepidocyrtus* Bourlet, *Pseudosinella* Schäffer e *Ceratophysella* Börner. Esses vivem associados a detritos e galerias de formigas cortadeiras, mas o autor considera que estão mais associados à matéria orgânica e ao ambiente circundante do que às próprias formigas. Geralmente essas se mostram hostis aos colêmbolos, embora os mesmos não sejam capturados por sua capacidade de fuga.

Colêmbolos e poneromorfas

Apesar da diversidade e ampla variedade de locais de nidificação das poneromorfas, há pouca informação sobre a fauna associada a seus ninhos, com exceção de alguns registros isolados de ácaros, insetos e moluscos associados a *Neoponera* (MENDONÇA-LOPES et al., 2011, 2013; OLIVEIRA et al., 2011; SANTOS et al., 2012) e a presença de colêmbolos em ninhos de *Leptogenys distinguenda* (Emery) (WITTE et al., 1999).

Para se ter uma ideia da falta de conhecimento sobre os colêmbolos em formigueiros de poneromorfas, Maruyama et al. (2013) citam um total de 36 espécies de formigas como as hospedeiras de diferentes grupos de artrópodes no Japão; dessas, 22 correspondem a Formicinae, 11 a Myrmicinae e somente três a Ponerinae (gêneros *Diacamma* Mayr e *Pachycondyla* Smith). Nesse trabalho pode-se observar uma imagem de *Brachyponera chinensis* (Emery) próxima a um colêmbolo provavelmente do gênero *Cyphoderus*.

Registros de colêmbolos, como grupo, mas sem identificação das espécies ou até mesmo das famílias, também são feitos para ninhos de *Diacamma* sp. (KAUFMANN et al., 2003) e *Platythyrea conradti* Emery (YÉO et al., 2006).

No trabalho pioneiro de Delamare-Deboutteville (1948), 12 espécies (incluindo três morfoespécies) de colêmbolos associados a quase 17 espécies ou morfoespécies de formigas são mencionadas, das quais, cinco estão associadas à poneromorfas (Tabela 26.II): *Cyphoderus subsimilis* Delamare Deboutteville e *Heteromurtrella dubia* (Delamare Deboutteville) associadas a ninhos de *Paltothyreus tarsatus* (Fabricius) na Costa do Marfim; *Serroderus humilis* Delamare Deboutteville e *S. interpositus* (Denis), também registradas na Costa do Marfim em formigueiros de Ponerinae, e *Pseudosinella alba* (Packard), em ninhos de *Hypoponera eduardi* (Forel), na França.

No entanto, dada a grande variedade de locais de nidificação e os recursos que podem ser encontrados nos ninhos de poneromorfas, a escassez de informações se deve ao pouco esforço de amostragem que tem se desenvolvido a esse respeito, e não à ausência de colêmbolos dentro dos formigueiros.

Recentemente, foram investigados ninhos de poneromorfas dos gêneros *Neoponera* e *Mayaponera* em frutos de cacau (CASTAÑO-MENESES et al., 2014). Foi observado que os colêmbolos formam parte integrante da comunidade associada a esses formigueiros, registrando inclusive famílias que não haviam sido observadas anteriormente em ninhos de quaisquer outras formigas.

Colêmbolos em ninhos de poneromorfas em frutos de cacau

As formigas dos gêneros *Neoponera* e *Mayaponera* são predadoras muito ativas, com uma vasta gama de hábitos de nidificação, desde as que têm ninhos no solo, até as de hábitos de nidificação arborícola (MACKAY; MACKAY, 2010;

Tabela 26.I- Espécies de colêmbolos associados a formigueiros segundo a literatura

Collembola	Formiga	Local	Referências
Neanuridae *Pseudachorutes subcrassoides* Mills	-	México	Palacios-Vargas (1997)
Hypogastruridae *Ceratophysella armata* (Nicolet)	*Monomorium antarcticum* (Smith)	Nova Zelândia	Wasmann (1894)
Hypogastrura assimilis (Krausbauer)	-	Hungria	Traser (1999)
Xenylla corticalis Börner	-	Hungria	Traser (1999)
Onychiuridae *Kalaphorura tuberculata* (Moniez)	*Tetramorium caespitum* (L.)	França	Wasmann (1894)
Tomoceridae *Lepidophorella brachycephala* (Moniez)	*Monomorium antarcticum* (Smith)	Nova Zelândia	Wasmann (1894)
Isotomidae *Isotomurus palustris* (Müller)	-	México	Palacios-Vargas (1997)
Folsomides parvulus Stach	-	Hungria	Traser (1999)
F. centralis (Denis)	-	México	Palacios-Vargas (1997)
Entomobryidae *Coecobrya caeca* (Schött)	*Messor aciculatus* (Smith)	Coréia	Park and Lee (2000)
Entomobrya disjuncta (Moniez) *E. incerta* (Moniez)	*Formica exsecta* Nylander *Monomorium antarcticum* (Smith)	Alemanha Nova Zelândia	Wasmann (1894) Wasmann (1894)
Entomobryoides purpurascens (Packard) *E. dissimilis* (Moniez)	- - *Aphaenogaster fulva* Roger *Crematogaster lineolata* (Say)	Finlândia Hungria EUA EUA	Wasmann (1894) Dányi; Traser (2007), Traser (1999) Wasmann (1894) Wasmann (1894)
Mastigoceras camponoti Handschin	- -	Minas Gerais, Brasil Rio de Janeiro, Brasil	Abrantes et al. (2010)
Orchesella melanocephala (Nicolet) *O. spectabilis* Tullberg	*Monomorium antarcticum* (Smith) *Formica exsecta* Nylander *F. exsecta*	Nova Zelândia Suíça Suíça	Wasmann (1894) Moniez (1894) Moniez (1984)
Pseudosinella violenta (Folsom)	*Atta texana* (Buckley)	EUA	Waller; Moser (1990)
Seira edmanni (Stach)	*Atta sexdens* (L.)	Brasil	Eidmann (1937)
Sinella straminea (Folsom)	*Tetramorium caespitum* (L.)	Coréia	Park and Lee (2000)
Cyphoderidae *Cyphoderus albinus* Nicolet	Panmirmecófilo - *Lasius neglectus* Wan Loon, Boomsma; Andrasfalvy *Tetramorium caespitum* (L.) *Tapinoma erraticum* (Latreille) *Lasius niger* (L.), *L. flavus* (Fabricius), *L. mixtus* (Nylander), *Formica exsecta* Nylander, *F. rufa* L., *F. fusca* L. *Lasius niger* (L.), *L. flavus* (Fabricius)	Europa Hungria Bélgica Grã-Bretanha França	Wasmann (1894), Dányi; Traser (2007) Dekoninck et al. (2007) Donisthorpe (1913) Delamare-Deboutteville (1948)
C. assimilis Börner	-	Honolulu, Hawaii	Bellinger; Christiansen (1974)
C. inaequalis Folsom	*Acromyrmex octospinosus* (Reich)	-	Weber (1958)
C. innominatus Mills	-	México	Palacios-Vargas (1997)
C. similis Folsom	-	América do Norte, México	Wasmann (1894), Christiansen; Bellinger (1981) Palacios-Vargas (1997)
Cyphoderodes xenopus (Börner)	-	Rio Grande do Sul, Brasil	Abrantes et al. (2010)
Cyphoda nichollsi (Womersley)	*Myrmecia desertorum* Wheeler *Myrmecia dispar* (Clark)	New South Wales, Austrália	Gray (1971)
Serroderus hozawai (Kinoshita, 1917)	*Camponotus quadrinotatus* Forel	Japão	Maruyama et al. (2013)
Arrhopalitidae *Arrhopalites caecus* (Tullberg)	*Myrmica ruginodis* Nylander *Formica* sp.	Grã-Bretanha EUA	Donisthrope (1915) Folsom (1896)

TABELA 26.II - Colêmbolos observados em formigueiros segundo Delamare-Deboutteville (1948)

Colêmbolo comensal	Formiga hospedeira	Local
Cyphoderidae		
Cyphoderus albinus Nicolet	*Lasius niger* (L.) *Lasius flavus* (Fabricius)	França
C. subsimilis Delamare-Deboutteville	*Paltothyreus tarsatus* (Fabricius),	Costa do Marfim
Cyphoderus sp.	*Camponotus maculatus* (Fabricius)	Costa do Marfim
Cyphoda maroccana Delamare-Deboutteville	*Pheidole megacephala* (Fabricius) *Aphaenogaster gemella* (Roger) *Camponotus cruentatus* (Latreille) *Camponotus alii* Forel *Cataglyphis mauritanicus* (Emery) *Crematogaster* sp.	Marrocos
Megacyphoderus gallicus Delamare-Deboutteville	*Camponotus* sp.	França
M. orientalis (Folsom)	-	Argélia
Serroderus humilis Delamare-Deboutteville	*Crematogaster* sp., Ponerinae	Costa do Marfim
S. interpositus (Denis)	Ponerinae	Costa do Marfim
Entomobryidae		
Entomobrya sp.	*Crematogaster* sp.	Costa do Marfim
Lepidocyrtus sp.	*Oecophylla* sp., *Dorylus nigricans* Illiger	Costa do Marfim
Heteromurtrella dubia (Delamare-Deboutteville)	*Paltothyreus tarsatus* (Fabricius)	Costa do Marfim
Pseudosinella alba (Packard)	*Hypoponera eduardi* (Forel)	França

FERNANDES et al., 2013). Suas espécies aproveitam, também, das cavidades naturais para fazer seus ninhos, tais como galhos secos, troncos e raízes de árvores, pedaços de bambu, frutos secos, bromeliaceas, entre outros (LUEDERWALTDT, 1926).

Os frutos de cacau também são um meio frequentemente utilizado por formigas poneromorfas para estabelecer suas colônias (Figura 26.1), oferecendo proteção e microclima que favorecem o desenvolvimento delas (HEINZE et al., 2001). Outros organismos aproveitam também das condições oferecidas pelo próprio formigueiro para se alimentar e reproduzir, ou ainda, como refúgio.

O exame de frutos secos de cacau nesta área resultou na coleta de duas espécies de *Neoponera*: *N. villosa* (Fabricius), *N. inversa* (Smith), além de *Mayaponera constricta* (Mayr), que os utilizam para estabelecer seus ninhos. No mesmo estudo, descobriram-se novos dados sobre a fauna de colêmbolos associados a estas espécies de formigas (CASTAÑO-MENESES et al., 2014).

A maior abundância de colêmbolos foi registrada nos ninhos de *N. inversa*, representando 54% do total encontrado, com uma densidade

FIGURA 26.1 - Ninho de *Neoponera villosa* em fruto seco de cacau, CEPLAC, Ilhéus, Bahia

de 76 colêmbolos/ninho, seguida por *N. villosa*, com 34 colêmbolos/ninho (24%) e finalmente *M. constricta*, com 31 colêmbolos/ninho (22%).

Os colêmbolos encontrados nestes ninhos pertencem às famílias Cyphoderidae, Isotomidae, Entomobryidae, Brachystomelidae, Neanuridae, Sminthurididae e Neelidae, sendo as duas primeiras as que apresentam maior abundância (Figura 26.2). Os colêmbolos mais frequentes e comuns às três espécies de formigas foram *Cyphoderus similis* Folsom, *Folsomides parvulus* Stach e *Proisotoma minima* (Absolom). Embora todas as espécies de formigas apresentem o mesmo padrão de dominância das famílias de Collembola em seus ninhos, foram encontradas importantes diferenças na sua composição (Tabela 26.III). Em formigueiros de *N. inversa* foi registrada maior abundância de Collembola, com representantes de todas as famílias citadas acima. De acordo com a literatura, é a primeira vez que representantes das famílias Sminthurididae e Neelidae são registrados em formigueiro, enquanto há apenas um único registro da família Neanuridae para o México (*Pseudachorutes subcrassoides* Mills), porém não se menciona a espécie de formiga a qual está associado (Tabela 26.I). Em *N. villosa,* um menor número de famílias (5) ocorreu, sem nenhum representante de Sminthurididae nem de Neelidae, enquanto que, em *M. constricta*, a família Isotomidae apresentou uma dominância muito maior, em comparação com as demais formigas (Tabela 26.IV). Neste caso, os colêmbolos dominantes parecem melhores competidores e não permitem que outros se estabeleçam nesses formigueiros, além de ter maior capacidade de colonizar ambientes distintos (AUCLERC et al., 2009).

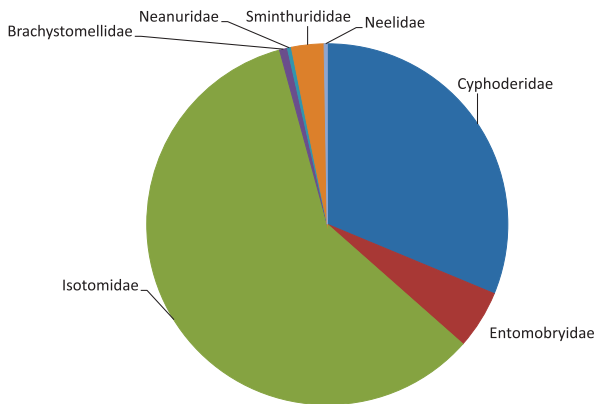
Embora as espécies encontradas também tenham sido registradas em outros ambientes, como solo, serapilheira, epífitas, etc., sua presença nos ninhos destas formigas não pode ser considerada fortuita, dada sua abundância e prevalência, como no caso de *Cyphoderus similis*, que mostra afinidade por este ambiente. Além disso, vários dos ninhos examinados foram coletados enquanto suspendidos na planta, e não no solo; por isso é possível que a ocorrência de colêmbolos seja o reflexo da estabilidade que este ambiente oferece, uma vez que esse tem recursos e condições adequados para manter uma comunidade bastante diversa de detritívoros. Isso incluiu não somente colêmbolos, mas também outros grupos de organismos, tais como ácaros, sínfilos, proturos e dipluros. Embora com poucos exemplares, os três últimos grupos foram registrados também nos formigueiros estudados.

TABELA 26.III - Espécies de Collembola em formigueiros de três espécies de Ponerinae em frutos de cacau no sul da Bahia, Brasil.

Collembola	Formiga
Cyphoderidae *Cyphoderus similis* Folsom	*Mayaponera constricta* *Neoponera inversa* *N. villosa*
Isotomidae *Folsomides parvulus* Stach	*M. constricta* *N. inversa* *N. villosa*
Proisotoma minima (Absolon)	*M. constricta* *N. inversa* *N. villosa*
Entomobryidae *Pseudosinella* sp.	*N. inversa*
Brachystomellidae *Brachystomella* sp.	*M. constricta* *N. inversa* *N. villosa*
Sminthurididae *Sphaeridia serrata* (Folsom; Mills)	*M. constricta* *N. inversa*
Neanuridae *Arlesia albipes* (Folsom)	*N. inversa* *N. villosa*
Neelidae *Megalothorax* sp.	*M. constricta* *N. inversa*

TABELA 26.IV - Composição e abundância (numero de organismos) de famílias de colêmbolos em formigueiros de três espécies de Ponerinae em frutos de cacau no sul da Bahia, Brasil

Família Collembola	*Mayaponera constricta*	*Neoponera inversa*	*Neoponera villosa*
Cyphoderidae	41	327	73
Entomobryidae	10	51	13
Isotomidae	195	489	151
Brachystomellidae	5	1	4
Neanuridae	-	3	2
Sminthurididae	2	39	-
Neelidae	1	3	-

FIGURA 26.2 - Abundância relativa de famílias de colêmbolos em ninhos de poneromorfas em frutos de cacau no sul da Bahia, Brasil

A atividade dos colêmbolos pode contribuir com a homeostasia do ninho, através do controle das populações de bactérias e fungos susceptíveis de ali proliferar, além de manter a umidade necessária, pois foram observados indivíduos de *S. serrata* recuperando com as pernas e consumindo as gotinhas de água que se condensam nas cerdas do seu corpo.

A seguir, são apresentadas as características gerais, assim como a distribuição conhecida no Brasil, das espécies comensais facultativos dos formigueiros de poneromorfas que identificamos em frutos de cacau.

Arlesia albipes (Folsom, 1927)

Características (FOLSOM, 1927): Colêmbolos com aproximadamente 1.5 mm de tamanho. Dorsal e lateralmente de cor azul escuro, ventralmente branco misturado com azul pálido. Cabeça de coloração azul com cone bucal alargado e peças bucais estiletiformes. Primeiros dois artículos antenais azuis, o terceiro branco, com manchas azuis na base, e o quarto branco. Pernas brancas, com ligeira pigmentação na coxa, trocânter e fêmur. Manúbrio branco misturado com azul, dentes brancos com ligeira pigmentação, mucro branco. Ocelos 5 + 5. Antena da metade do comprimento da cabeça; artículos com proporção 3:4:3:8; quarto artículo antenal alargado e cônico; dorsalmente sem sutura entre o terceiro e quarto artículos. Unguis com um dente interno na base. Unguículus ausente. Sem *tenent hairs*. Dentes mais largos que o manúbrio, com seis setas dorsais, delgados, arredondados apicalmente. Mucrons três oitavos maiores que os dentes; lamelas interna e externa iguais; lóbulo apical curto e arredondado.

Distribuição geográfica:

Tem distribuição Neotropical. No Brasil, essa espécie já foi registrada nos estados do Pará, Pernambuco, Rio de Janeiro, Minas Gerais, Paraíba e Espírito Santo, no solo, serrapilheira e dunas de areia (ABRANTES et al., 2010). Não se conhecia em ninhos de formigas.

Cyphoderus similis Folsom, 1927 (Figura 26.3).

Características (FOLSOM, 1927):

Colêmbolos de cor branca, sem olhos, de aproximadamente 1 mm de largura. Antenas um ou dois quintos mais longos que a cabeça; artículos antenais com proporção relativa de 2:6:3:6. Segmentos abdominais I e II iguais; abdômen III, 0.5 vezes mais longo que o abdômen II; abdômen IV, em média, duas vezes maior que o abdômen III. Unguis robustos, com um par de grandes dentes laterais; lóbulo anteroproximal reto, terminando em um dente; lóbulo posterior proximal largo, lanceolado ou ovalado, estendendo-se dois terços do unguis; acima dos lóbulos proximais dos dentes distais, o mais distal pode não estar presente. Unguículus estendendo-se dois terços acima do ungui, com um longo lóbulo exterior acuminado. Dens três ou quatro vezes mais largos que o manúbrio e mais de duas vezes mais largo que o mucro. Mucro bidentado, com lamela extendida até o dente anteroapical, escamas ventroapicais do *dens* que se estendem acima do dente anteroapical.

Distribuição geográfica:

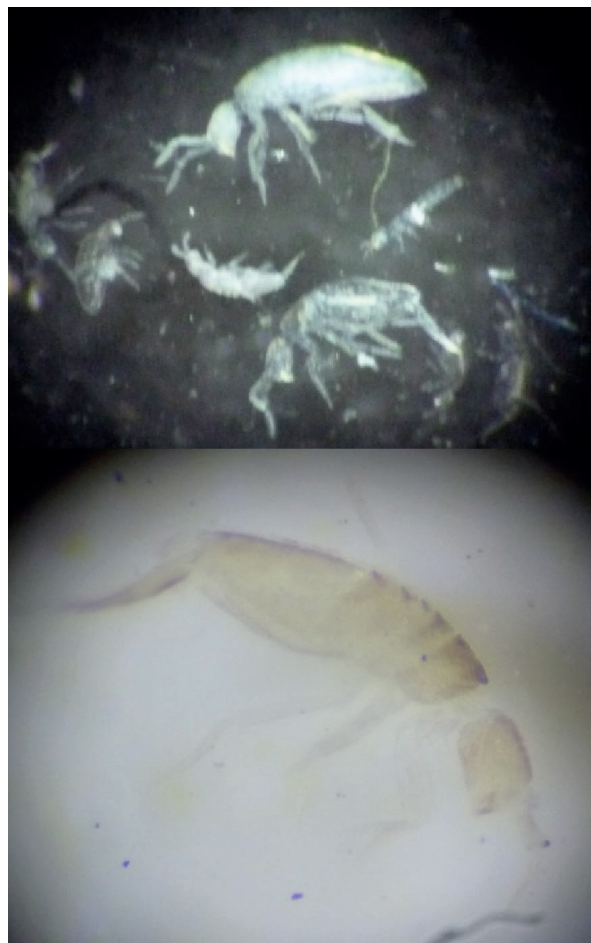
Tem uma ampla distribuição na América, no Brasil tem sido citado como *C.* cf. *similis* em cultivos de mamão no Espírito Santo (ABRANTES et al., 2010). É o primeiro registro da espécie em ninhos de formigas no Brasil.

Folsomides parvulus Stach, 1922.

Características (STACH, 1922): Corpo alargado e tubular, maior que 0.9 mm. Segmentos abdominais 5-6 fundidos. Órgão pós-antenal (OPA) fino. Olhos 2 + 2. De cor branca, com manchas escuras apenas sob os olhos. Macrosetas bem desenvolvidas, também nos segmentos abdominais anteriores. Menos de dois pares de sensilas no abdômen V. A sensila superior do abdômen IV próximo a macroseta. Retináculo com 3 + 3 dentes, sem setas. Fúrcula com dentes longos e delgados, com apenas três setas dorsais, sem setas ventrais. Mucro sem dentes.

Distribuição geográfica:

Esta espécie tem uma distribuição cosmopolita. No Brasil foi registrada no Rio de Janeiro

FIGURA 26.3 - *Cyphoderus similis* em ninhos de *Neoponera inversa* em frutos de cacau, Ilhéus, Bahia.

(em distintos locais), Pará (MENDONÇA, 1984) e Espírito Santo (CULIK et al., 2006), em diferentes ambientes, como solo, serapilheira, húmus, troncos em decomposição, pastos, cultivos, areia de praia e manguezais, e em dunas (ABRANTES et al., 2010), mas não em formigueiros. A espécie tem sido registrada em ninhos de formigas na Hungria, porém sem mencionar qual era a hospedeira (TRASER, 1999).

Proisotoma minima (Absolon, 1901)

Características (ABSOLON, 1901): Tamanho aproximado de 0.8 mm. Cor azul acinzentado pálido, algumas vezes sem pigmento. Olhos 5 + 5 de tamanho variável. OPA oval, cerca de duas vezes mais largo que o olho mais próximo. Artículo antenal I com 15 setas, uma seta dorsal p. Sensila lateroapical no artículo antenal II ligeiramente robusta. Artículo antenal III sem sensila acessória, machos com três sensilas ventrais eretas. Artículo antenal IV com muitas sensilas dorsais moderadamente robustas. Órgão subapical com pequenas sensilas clavadas. Setas do corpo curtas. Tórax e abdômen II sem setas ventrais. Retináculo 3 + 3 dentes e uma seta. Fúrcula curta. *Dens* com 5 (4) setas dorsais e 6 ventrais. Mucro com três dentes de forma variada. Tibiotarso com sete setas no vértice apical, A_1 e A_7 algumas vezes alargadas e clavadas. Unguis sem dentes.

Distribuição geográfica:

Esta espécie tem uma distribuição em geral Paleártica, não havia sido registrada anteriormente para Brasil (ABRANTES et al., 2010).

Sphaeridia serrata (Folsom; Mills, 1938) (Figura 26.4).

Características (FOLSOM; MILLS, 1938): Medem cerca de 0.32 mm. De coloração parda ou marrom avermelhado, mais brilhante nas suturas, com pontos mais brilhantes nas laterais, protórax mais claro. Antenas pardas, marrom avermelhadas apicalmente, e claras na base. Seis olhos visíveis em cada lado. Órgão do artículo antenal III normal. Antena ligeiramente mais longa que a cabeça; proporção de artículos antenais 5:8:9:26; artículo antenal IV simples, com várias setas olfatórias subapicais. Tubo ventral com vesículas simples. Corpo do tenáculo mais curto que os ramos, com duas setas anteriores; ramos tridentados com estruturas basais clavadas. *Dens* menos de duas vezes o tamanho do mucro, que é delgado, sem lamela,

Figura 26.4 - *Sphaerida serrata* no ninho de *Neoponera inversa* no fruto de cacau, CEPLAC, Ilhéus, Bahia.

a face interior serrada, e a face exterior com um entalhe no meio. Sem cerdas no mucro. Segmentação dorsal do corpo geralmente visível. Dorso com setas delgadas e longas numa fileira simples na parte anterior e mais abundantes e espessas na parte posterior. Três pares de tricobótrias no corpo, aparentemente dois, sobre o segundo segmento abdominal e um no terceiro, segmento anogenital com dois pares de setas. Tibiotarso com duas setas na face interior.

Distribuição geográfica:

Tem distribuição Neártica e Neotropical, não tinha sido previamente registrada no Brasil, por isso é o primeiro registro para o país, além de ter sido a primeira vez que essa espécie foi registrada num formigueiro (CASTAÑO-MENESES et al., 2014).

Conclusões

A fauna de colêmbolos associados a formigas poneromorfas tem recebido pouca atenção, no entanto, de acordo com nossas observações, são inquilinos frequentes, cujas populações podem alcançar densidades consideráveis, dependendo do tipo de ninho e a formiga hóspede. A cuidadosa observação da fauna de colêmbolos associada a ninhos de poneromorfas pode fornecer informações importantes sobre a própria saúde do formigueiro assim como sobre o meio onde está estabelecido. Embora não se tenha ainda registrado associações específicas entre formigas e colêmbolos, aparentemente pode existir preferência de colêmbolos por algum grupo de formigas, uma vez que alguns deles somente são encontrados nos formigueiros de determinados hospedeiros, apesar de também poder ser encontrados em outros ambientes. Para os gêneros *Neoponera* e *Mayaponera,* este, juntamente com estudos recentes (CASTAÑO-MENESES et al., 2014), constituem os primeiros registros de colêmbolos associados a seus formigueiros, uma vez que inexistem registros desse tipo de associação com estas formigas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

Agradecimentos

Agradecemos ao Dr. Jacques H.C. Delabie (Laboratório de Mirmecologia, CEPLAC/CEPEC/UESC, Ilhéus, BA, Brasil) e a Dr.ª Cléa S.F. Mariano (Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, BA, Brasil) por revisar o material proveniente dos ninhos de formigas. Os ninhos foram coletados por Roberta de Jesus Santos, por meio do projeto PRONEX PNX11/2009. Agradecemos o Programa de Prêmios para Superação do Pessoal Acadêmico, DGAPA, UNAM, que proporcionou o apoio para a licença sabática de GCM, para a revisão do material.

Referências

ABRANTES, E. A.; BELLINI, B. C.; BERNARDO, A. N.; FERNANDES, L. H.; MENDONÇA, M. C.; OLIVEIRA, E. P.; QUEIROZ, G. C.; SAUTTER, K. D.; SILVEIRA T. C.; ZEPPELINI, D. Synthesis of Brazilian Collembola: an update to the species list. **Zootaxa**, n. 2388, p. 1-22, 2010.

ABSOLON, K. Über einige Theils neue Collembolen aus den Höhlen Frankreichs und des südlichen Karstes. **Zoologischen Anzeiger**, v. XXIV, n. 636, p.82-90, 1901.

ANTONIALLI JR., W. F.; GIANNOTTI, E. Nest architecture and population dynamics of the ponerine ant *Ectatomma edentatum* (Hymenoptera, Formicidae). **Sociobiology**, v.38, n. 3A, p. 475-486, 2001.

AUCLERC, A.; PONGE J-F.; BAROT, S.; DUBS, F. Experimental assessment of habitat preference and dispersal ability of soil springtails. **Soil Biology and Biochemistry**, v.41, n.8, p. 1596-1604.

BELLINGER, P. F.; CHRISTIANSEN. K. A. The cavernicolous fauna of Hawaiian lava tubes. 5. Collembola. **Pacific Insects**, v. 16, n. 1, p. 31-40, 1974.

BERGHOFF, S. M.; FRANKS, N. R. First record of the army ant *Cheliomyrmex morosus* in Panama and its high associated diversity. **Biotropica**, v. 39, n. 6, p. 771-773, 2007.

BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Museum Entomological Institute**, v.71, p. 1-370, 2003.

BOLTON, B.; ALPERT, G.; WARD, P. S.; NASKRECKI, P. **Bolton's Catalogue of Ants of the World 1758-2005**. Cambridge: Harvard University Press. CD-ROM.

BOULTON, A. M.; AMBERMAN, K. How ant nests increase soil biota richness and abundance: a field experiment. In: HAWKSWORTH, D. L.; BULL, A. T. (Eds.) **Arthropod Diversity and Conservation, vol. 1.** Netherlands: Springer, 2006, p. 55-68.

CASTAÑO-MENESES, G.; PALACIOS-VARGAS, J. G.; DELABIE, J. H. C., SANTOS, R. D. J., MARIANO, C. S. F. Springtails (Collembola) from nests of Ponerinae (Formicidae: Ponerinae) ants in Brazilian cacao plantations. **Florida Entomologist**, v. 97, n. 4, p.1862-1864, 2014.

CERQUERA, L. M.; TSCHINKEL, W. R. The nest architecture of the ant *Odontomachus brunneus*. **Journal of Insect Science**, v. 10, n. 64, p. 1-12, 2010. Disponível em: <http:// insectscience.org/10.64>.

CONWAY, J. R. Notes on repletes, myrmecophiles, and predators of honey ant nests (*Myrmecocystus mexicanus*) (Hymenoptera: Formicidae) in Arizona. **Journal of New York Entomological Society**, v. 98, n. 1, p. 103-107, 1990.

CONWAY, J. R. Architecture, population size, myrmecophiles, and mites in an excavated nest of the honey pot ant *Myrmecocystus mendax* Wheeler, in Arizona. **The Southwestern Naturalist**, v. 48, n. 3, p. 449-450, 2003.

CULIK, M. P.; MARTINS, D. S.; VENTURA, J. A. Collembola (Arthropoda: Hexapoda) communities in the soil of papaya orchards managed with conventional and integrated production in Espírito Santo, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 6, n. 3. Disponível em: <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n3/en/abstract?short-communication+bn02006032006>, 2006.

DÁNYI, L.; TRASER. G. An annotated checklist of the springtails fauna of Hungary (Hexapoda: Collembola). **Opuscula Zoologica Budapest**, v. 38, p. 3-82, 2007.

DEKONINCK, W.; LOCK, K.; JANSSENS, F. Acceptance of two native myrmecophilous species, *Platiarthrus hoffannseggii* (Isopoda: Oniscidea) and *Cyphoderus albinus* (Collembola: Cyphoderidae) by the introduced invasive garden ant Lasius neglectus (Hymenoptera: Formicidae) in Belgium. **European Journal of Entomology**, v. 104, n. 1, p. 159-161, 2007.

DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C. l. Recherches sur les Collemboles termitophiles et myrmécophiles (Ecologie, Ethologie, Systématique). **Archives de Zoologie Expérimentale et Générale**, v. 85, n.5, p. 261-425, 1948.

DONISTHORPE, H. S. J. K. Myrmecophilous notes for 1913. **The Entomologist's Record**, **v.** XXVI, n. 2, p. 37-45, 1913.

DONISTHORPE, H. S. J. K. **British Ants, their Life-History and Classification**. William Brendon and Son, Plymouth, 1915. 373 p.

EICKWORT, G. C. Associations of mites with social insects. **Annual Review of Entomology**, v. 3, p.469-488, 1990.

EIDMANN, H. Gäste und Gasterverhältsnisse der Blattschneidersameise *Atta sexdens* L. **Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere**, v. 32, n. 3, p. 391-462, 1937.

ESCHERICH, K. Das system der Lepistatiden. **Zoologica**, v. 43, n. 18, p. 1-164, 1905

FERNANDES, I. O.; DE OLIVEIRA, M. L.; DELABIE, J. H. C. Notes on the biology of Brazilian ant populations of the *Pachycondyla foetida* species complex (Formicidae: Ponerinae). **Sociobiology**, v. 60, n. 4, p. 380-386, 2013.

FOLSOM, J. W. New Smynthuri, including myrmecophious and aquatic species. **Psyche**, v. 7, n. 247, p. 446-450, 1896.

FOLSOM, J. W. Insects of the subclass Apterygota from Central America and the West Indies. **Proceedings of the United State National Museum**, v. 72, n. 6, p. 1-16 + 8 pl., 1927.

FOLSOM, J. W.; MILLS, H. B. Contribution to the knowledge of the genus *Sminthurides* Börner. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard**, v. 82, p. 231-274, 1938.

FRIESE, C. F.; ALLEN, M. F. The interaction of harvester ants and vesicular-arburscular mycorrhizal fungi in a patchy semi-arid environment: the effects of mound structure on fungal dispersion and establishment. **Functional Ecology**, v. 7, p. 13-20, 1993.

GEISELHARDT, S. F.; PESCHKE, K.; NAGEL, P. A review of myrmecophily in ant nest beetles (Coleoptera: Carabidae: Paussinae): linking early observations with recent findigs. **Naturwissenschaften**, v. 94, n. 11, p. 871-894, 2007.

GRAY, G. Notes on the field behavior of two ant species *Myrmecia desetorum* Wheeler and *Myrmecia dispar* (Clark) (Hymenoptera: Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. XVIII, n. 2, p. 81-94, 1971.

HEINZE, J.; TRUNZER, B.; HÖLLDOBLER, B.; DELABIE, J. H. C. Reproductive skew and queen relatedness in an ant whit primary polygyny. **Insectes Sociaux**, v. 48, p. 149-153, 2001.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Cambridge: Harvard University Press, 1990, p.732.

HORVITZ, C. C.; SCHEMSKE D. W. Ant-nest soil and seedling growth in a neotropical ant-dispersed herb. **Oecologia**, v. 70, p. 318-320, 1986.

HUDSON, T. M.; TURNER, B. L.; HERZ, H.; ROBINSON, J. R. Temporal patterns of nutrient availability around nests of leaf cutting ants (*Atta colombica*) in secondary moist tropical forest. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 41, n. 6, p. 1088-1093, 2009.

KASPARI, M., VARGO, E. L. Colony size as a buffer against seasonality: Bergmann's rule in social insects. **The American Naturalist**, v. 145, n. 4, p. 610-632, 1995.

KAUFMANN, E.; MALSCH, A. K. F.; ERLE, M.; MASCHWITZ, U. Compound nesting of *Strumigenys* sp. (Myrmicinae) and *Diacamma* sp. (Ponerinae), and other nesting symbioses of myrmicine and ponerine ants in Southeast Asia. **Insectes Sociaux**, v. 50, n. 1, p. 88-97, 2003.

KELLER, R.A. A phylogenetic analysis of ant morphology (Hymenoptera: Formicidae) with special reference to the Poneromorph Subfamilies. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. n. 355, p. 1-90, 2011.

KISTNER, D. H. The social insects' bestiary. In: HERMANN, H. R. (Ed.). **The Social Inscts, vol. 3**. Nova York: Academic Press, 1982. p. 1-244.

KRONAUER, D. J. C.; PIERCE, N. E. Myrmecophiles, **Current Biology**, v. 21, n. 6, p. R208-R209, 2011.

LAPEVA-GJONOVA, A. Ant-associated beetle fauna in Bulgaria: A review and new data. **Psyche**, v. 2013, article ID 242037, p.14, 2013. Doi:10.1155/2013/242037.

LUEDERWALTDT, H. Observações biológicas sobre formigas brasileiras especialmente do estado de São Paulo. **Revista do Museu Paulista**, v. 14, p. 185-304, 1926.

MACKAY, W.; MACKAY, E. **The Systematic and Biology of the New World Ants of the Genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae).** Nova York: Edwin Mellen Press, 2010. p. 664.

MARUYAMA, M.; KOMATSU, T.; KUDO, S.; SHIMADA, T.; KINOMURA, K. **The Guests of Japanese Ants**. Kanagawa: Tokai University Press, 2013. 208 p.

MENDES, L. F.; SCHMID, V. S. Description of *Allograssiella floridana* gen. nov., spec. nov., from the southern United States living with *Pseudomyrmex* ants. **Spixiana**, v. 33, n. 1, p. 49-54, 2010.

MENDES, L. F.; VON BEEREN, C.; WITTE, V. *Malayatelura ponerophila* – a new genus and species of silverfish (Zygentoma, Insecta), from Malaysia, living in *Leptogenys* army-ant colonies (Formicidae). **Deutsche Entomogisch Zeitschrift**, v. 58, n. 2, p. 193-2000, 2011.

MENDONÇA, C. Contribução ao estudo do gênero *Fosomides* Stach 1922 no Brasil (Collembola. Isotomidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 28, n. 1, p. 121-128, 1984.

MENDONÇA-LOPES, J.; SANTOS, R.; MARIANO, C. S. F.; SIMONE. L. R. L., DELABIE, J. H. C. Gastrópodes (Mollusca: Pulmonata) associados a *Pachycondyla* spp. do grupo *Apicalis* (Hymenoptera: Formicidae) em cacauais e remanescentes de Mata Atlântica no no sudeste da Bahia, Brasil. In: XX SIMPOSIO DE MIRMECOLOGIA, I ENCUENTRO DE MIRMECOLOGISTAS DE LAS AMERICAS, 2011, Petropolis, Rio de Janeiro. **Resumos,** p. 217.

MENDONÇA-LOPES, J.; SILVA, V.; VELOSO, D.; SANTOS, R.; MARIANO, C. S. F.; DELABIE, J. H. C., OLIVEIRA, A. R. Associações entre ácaro (Arachinida: Acari) e formigas do gênero *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae) no sudeste da Bahia, Brasil: Abordagens ecológicas preliminares. In: XI CONGRESSO DE ECOLOGIA DO BRASIL, 2013, Porto Seguro, Bahia. **Resumos**, p. 1-2.

MOLERO-BALTANÁS, R.; GAJU-RICART, M.; BACH DE ROCA, C.; MENDES, L. F. Description of *Atelura valenciana* n. sp. (Insecta: Zygentoma) and distribution and myrmecophilic relationships of *Ptroatelurina pseudolepisma* in the Iberian península. **Miscellània Zoològica**, v. 21, n. 1. P. 101-117, 1998.

MONIEZ, R. Sur quelques Arthropodes trouvés dans les fourmilières. II. Thysanoures. **Revue biologique du Nord de la France**, v. 6, p. 201-215, 1894.

OLIVEIRA, A. R.; MENDONÇA-LOPES, J.; SILVA, V.; SANTOS, R.; MARIANO, C. S. F.; DELABIE, J. H. C. Ácaros (Arachinida: Acari) associados a *Pachycondyla* spp. (Hymenoptera: Formicidae) em cultivos de cacau e remanescentes de Mata Atlântica no sudeste da Bahia, Brasil. In: XX SIMPOSIO DE MIRMECOLOGÍA, I ENCUENTRO DE MIRMECOLOGISTAS DE LAS AMERICAS, 2011, Petropolis, Rio de Janeiro: **Resumos** p. 136.

PARK, K. H.; LEE, B. H. Six collembolan species (Insecta) new to Korea including two species from ant nests. **The Korean Journal of Systematic Zoology**, v. 16, n. 2, p. 227-237, 2000.

RETTENMEYER, C. W. The behavior of *Thysanura* found with army ants. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 56, n. 2, p. 170-174, 1963.

SANTOS, R.; MENDONÇA-LOPES, J.; SILVA, V.; DELABIE, J. H. C.; MARIANO, C. S. F. Coleoptera associados á *Pachycondyla* spp. (Hymenoptera: Formicidae) em cultivos de cacau e remanescentes de mata atlántica no sudeste da Bahia, Brasil. In: XXIX CONGRESSO BRASILEIRO DE ZOOLOGIA, 2013, Salvador, Bahia. **Resumos**, p. 1124.

SMITH, J. B. Ants' nests and their inhabitants. **The American Naturalist**, v. 20, n. 8, p. 679-687, 1886.

TRASER, G. Springtails of the Aggtelek National Park (Hexapoda: Collembola). In: MAHUNKA, S. (ED.) **The fauna of the Aggtelek National Park**. Akadémiai Kiadó, Budapest, 1999. p. 49-59.

VAZ-FERREIRA, R.; COVELO DE ZOLESSI, L.; ACHÁVAL, F. Oviposición y desarrollo de ofidios y lacertílios en hormigueros de *Acromyrmex*. **Physis**, v. 29, n. 79, p. 431-459, 1973.

WAGNER, D.; BROWN, M. J. F.; GORDON, D. M. Harvester ants nest, soil biota and soil chemistry. **Oecologia**, v. 112, n. 2, p. 232-236, 1997.

WALLER, D. A.; MOSER, J. C. Invertebrate enemies and nest associates of the leaf-cutting ant *Atta texana* (Buckley) (Formicidae, Attini). In: VANDER MEER, R.K., JAFFE, K., CEDENO, A. (EDS.). **Applied Myrmecology, a World perspective**. Westview Press, San Francisco, 1990. p. 256-273.

WASMANN, E. S. J. **Kritisches Verzeichniss der Myrmekophilen und Termitophilen Arthoopoden it Angabe der Lebensweise und mit Beschreibung neur Arten**. Berlin: Verlag Von Felix L. Dame, 1894. p. 231.

WEBER, N. A. Evolution in fungus-growing ants. **Proceedings of the 10th International Congress of Entomology**, v. 2: 459-473, 1958.

WILSON, E. O.; HÖLLDOBLER, B. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. **Proceedings of the Natural Academy of Science USA**, v. 102, n. 21, p. 7411-7414, 2005.

WITTE, V.; HÄNEL, H.; WEISSFLOG, A.; ROSLI, H.; MASCHWITZ, U. Social integration of the myrmecophilic spider *Gamasomorpha maschwitzi* (Araneae: Oonopidae) in colonies of the South East Asian army ant *Leptogenys distinguenda* (Formicidae: Ponerinae). **Sociobiology**, v. 34, n. 1, p. 145-159, 1999.

YÉO, K.; MOLET, M.: PEETERS, C. When David and Goliath share a home: compound nesting of *Pyramica* and *Platythyrea* ants. **Insectes Sociaux**, v. 53, p. 435-438, 2006.

27

Parasitoides e outros inimigos naturais das formigas Poneromorfas

Thalles Platiny Lavinscky Pereira,
Juliana Martins da Silva-Freitas, Freddy Ruben Bravo

Resumo

Alguns grupos de seres vivos são capazes de burlar as defesas das formigas e de suas colônias, invadindo e permanecendo nos ninhos, algumas vezes estabelecendo relações de parasitismo e/ou parasitoidismo com as mesmas. Entre os organismos classificados como endo/ectoparasitas das formigas estão: vírus, bactérias, fungos, protozoários, nematódeos, platelmintos, ácaros e insetos. Em relação às poneromorfas, até o momento, são conhecidas interações parasíticas com fungos, nematódeos, platelmintos, ácaros e insetos. Neste capítulo trataremos de todos estes grupos (exceto ácaros), mas daremos ênfase especial aos insetos das ordens Diptera e Hymenoptera. Dentro da ordem Diptera, a família Phoridae é a mais representativa no que se refere às interações de parasitoidismo com formigas poneromorfas. Esta família distribui-se por todas as regiões biogeográficas e reúne 4 mil espécies em 289 gêneros. Somente os gêneros *Megaselia* e *Apocephalus* foram, até o momento, confirmados como parasitoides diretos de formigas poneromorfas dos gêneros *Dinoponera*, *Ectatomma, Gnamptogenys*, *Leptogenys, Neoponera, Odontomachus, Pachycondyla* e *Paraponera*. Ainda entre os dípteros, espécies do gênero *Bengalia*, da família Calliphoridae, foram registrados praticando cleptoparasitismo de operárias do gênero *Bothroponera* que estavam forrageando. Em relação aos himenópteros, membros de duas superfamílias foram, até o momento, relatados como inimigos naturais que estabeleceram algum tipo de relação parasítica com as formigas poneromorfas: Chalcidoidea e Vespoidea. De acordo com os registros realizados até o ano de 2012, a superfamília Chalcidoidea inclui mais de 70% de todas as espécies de vespas que parasitam formigas, e para as formigas poneromorfas, até o momento, foram registradas três famílias de vespas parasitoides que as atacam: Encyrtidae, Eucharitidae e Perilampidae. No Brasil, somente um estudo registrando essas interações foi realizado até agora. O parasitismo social também tem sido registrado entre as formigas poneromorfas, sendo esse comportamento relatado em pelo menos cinco subfamílias de Formicidae: Dolichoderinae, Myrmicinae, Formicinae, Pseudomyrmecinae e Ectatomminae. Esses taxons foram observados se desenvolvendo à custa de poneromorfas dos gêneros *Rhytidoponera*, *Ectatomma* e *Diacamma*. Os diversos estudos que tratam das relações parasíticas entre poneromorfas e outros organismos mostram que através de uma série de comportamentos complexos e adaptações

PEREIRA, Thalles Platiny Lavinscky; SILVA-FREITAS, Juliana Martins da; BRAVO, Freddy Ruben. Parasitoides e outros inimigos naturais das formigas Poneromorfas. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 403-424.

morfológicas e/ou químicas, os inimigos naturais das formigas conseguem contornar os mecanismos de defesa das colônias e atacar as larvas, pupas e adultos. Os comportamentos destes ecto/endoparasitas podem ser classificados de diversas maneiras, mas os mesmos não se comportam sempre das mesmas formas e as interações ecológicas podem variar no tempo e espaço, de forma que classificá-los de maneira rigorosa torna-se uma tarefa complexa. Além disso, tais comportamentos não foram completamente elucidados e percebe-se a necessidade de estudos no que tange à biologia das interações entre os organismos e as formigas poneromorfas. Uma vez que o conhecimento sobre as interações entre os mais diversos grupos aumenta e reúne grande parte do conhecimento disponível acerca do assunto, é possível levantar questões sobre a coevolução desses organismos, aspectos de sua biologia e comportamento e, em alguns casos, até sobre sua utilização no controle biológico.

Abstract

Parasites and other natural enemies of poneromorph ants - Several animal groups are able to circumvent the extensive defenses of ants and their colonies, invading and residing within the nests, and sometimes establishing parasitic relationships with them. Among the organisms classified as parasites of ants are members of the: viruses, bacteria, fungi, protozoa, nematodes, platyhelminthes, mites and insects. To date, parasitic interactions with poneromorph ants are known with fungi, nematodes, platyhelminthes, mites and insects. This chapter deals with all these groups (except mites), but mainly considers the Diptera and Hymenoptera insect orders. In the Diptera, the Phoridae family is the most representative in respect of the parasitic interaction with poneromorph ants. This family is spread over all biogeographic regions and contains over four thousand species and 289 genera. Only the genera *Megaselia* and *Apocephalus* have been confirmed as direct parasitoids of poneromorph ants, they being associated with the ant genera: *Dinoponera*, *Ectatomma*, *Gnamptogenys*, *Leptogenys*, *Neoponera*, *Odontomachus*, *Pachycondyla* and *Paraponera*. Also among the Diptera, the genus *Bengalia* (Calliphoridae) has been recorded exhibiting cleptoparasitic behavior, stealing prey from the workers of the genus *Bothroponera* that were foraging outside the colony. In relation to the Hymenoptera, members of two superfamilies have been reported as natural enemies that establish types of parasitic relationships with the poneromorph ants: Chalcidoidea and Vespoidea. According to records made up to 2012, the Chalcidoidea superfamily includes more than 70% of all species of wasps that parasitise ants, with three families of parasitoids known to attack poneromorphs: Encyrtidae, Eucharitidae and Perilampidae. In Brazil, only one record of parasitism has been recorded so far. Social parasitism (or parasitism by other ants) has also been recorded between poneromorph and other ants, and this behavior has been reported in five subfamilies: Dolichoderinae, Myrmicinae, Formicinae, Pseudomyrmecinae and the poneromorph group, the Ectatomminae. These ant groups have been observed developing at the expense of poneromorph genera, like *Rhytidoponera, Ectatomma* and *Diacamma*. Studies detailing the parasitic relationship between poneromorphs and other organisms show that through a series of complex behaviours and morphological and/or chemical changes, the natural enemies of ants can circumvent the defense mechanisms of the colonies and attack the larvae, pupae and adults. The behaviour of parasites can be classified in several ways, but they do not always behave in the same ways and ecological interactions may vary in time and space, so classifying them accurately can be a complicated task. Furthermore, these behaviours have not been fully clarified, so there is clearly a need for work on the biology of the interactions between organisms and the poneromorph ants. As knowledge of the interactions among the various groups increases, this may raise questions about the co-evolution of these organisms, their biological and behavioural aspects and in some cases their use in biological control.

Introdução

As comunidades de formigas (Hymenoptera: Formicidae) são componentes notáveis da fauna terrestre que se fazem presentes nos mais diversos tipos de habitats (WILSON, 1971). Existem espécies de hábitos arborícolas, as que vivem exclusivamente dentro do solo e/ou que expandem seus ninhos para dentro dos troncos apodrecidos; as que residem em grandes troncos de árvores mortas e aquelas que fixam-se em pequenos galhos resultantes da fragmentação de ramos caídos das árvores (PASSERA; ARON, 2005).

Com tal diversificação de habitats, não é de se espantar que esses insetos sociais estabeleçam os mais diferentes tipos de interações ecológicas com diversas classes de artrópodes e em particular com outros insetos.

O nome mirmecofilia é atribuído a diferentes tipos de interações entre formigas e outros animais (KISTNER, 1982). Erich Wasmann (1894) desenvolveu uma classificação pela qual dividiu os mirmecófilos em cinco grupos: "Synechthrans", "Synoeketes", "Symphiles", Trofobiontes e Ecto/endoparasitas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; PASSERA; ARON, 2005). Esta classificação levou em conta o comportamento e o nível de integração com o sistema social dos hospedeiros e apesar de ter recebido diversas críticas, ainda é usada na literatura (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; PASSERA; ARON, 2005). A seguir segue uma rápida diferenciação entre os cinco tipos de interações mirmecófilas.

"Synechthrans": são, em sua maioria, artrópodes predadores, tratados de forma hostil pelas formigas, mas que vivem dentro das colônias por serem mais ágeis que elas, ou por usarem mecanismos de defesa (como a liberação de substâncias repelentes ou usando suas cutículas espessas como escudo).

"Synoeketes": é composto por tipos de artrópodes que são primariamente necrófagos e predadores; são ignorados por seus hospedeiros porque são ou muito rápidos ou muito lentos e aparentemente possuem odor neutro.

"Symphiles": são organismos referidos como "intimamente e amigavelmente" relacionados com as colônias de formigas, sendo os simbiontes que, de alguma forma, são completamente aceitos por seus hospedeiros, considerados até membros da colônia.

Trofobiontes: é a categoria que inclui hemípteros fitófagos e lagartas da família Lycaenidae (Lepidoptera); esses organismos não são dependentes das formigas para se alimentar, mas produzem exsudatos açucarados (honeydew) e secreções glandulares nutritivas que podem ser consumidos pelas formigas e em troca recebem proteção das mesmas contra parasitas e predadores.

Ecto/endoparasitas: são os parasitas que vivem na superfície do corpo de seus hospedeiros, ou perfuram superficialmente o exoesqueleto e permanecem sugando a hemolinfa; podem ainda penetrar mais profundamente os tecidos e permanecer dentro dos corpos de seus hospedeiros.

Este capítulo trata principalmente dos organismos contidos nesta última classe, isto é, aqueles que são capazes de permanecer nos ninhos, podendo ser parasitas ou parasitoides das formigas. As definições para esses dois comportamentos podem diferir de acordo a literatura consultada, mas de uma maneira geral podemos dizer que os parasitas – cujo comportamento é chamado de parasitismo – estabelecem uma relação obrigatória e permanente com seu hospedeiro, raramente levando-o à morte (SARMIENTO, 2000). Já os parasitoides têm somente o estágio imaturo como parasita de um único hospedeiro, que é usado como fonte de alimento (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; PASSERA; ARON, 2005) e eventualmente é morto pouco antes de chegar ao imago (SARMIENTO, 2000). O comportamento dos parasitoides é comumente chamado de parasitoidismo (MAIA; TAVARES, 2000; NARDI et al., 2006; RODRÍGUEZ; SÁIZ, 2006).

São numerosos os grupos que podem ser classificados como parasitas ou parasitoides de formigas: vírus, bactérias, fungos, protozoários, nematódeos, platelmintos, ácaros e insetos. Em relação às formigas poneromorfas, até o momento, são conhecidas interações parasíticas com fungos, nematódeos, platelmintos, ácaros e insetos. No entanto, esses organismos não se comportam sempre da mesma forma e as interações ecológicas podem variar no tempo e espaço, de forma que classificá-las de maneira rigorosa se torna uma tarefa complicada.

Diversidade e biologia dos Diptera inimigos naturais das formigas poneromorfas

Diptera é uma das quatro ordens megadiversas de insetos holometábolos, possuindo cerca de 153 mil espécies descritas (THOMPSON, 2008). Na região Neotropical são conhecidas 118 famílias e cerca de 31 mil espécies (AMORIM, 2009). No Brasil já foram descritas aproximadamente 8.700 espécies (CARVALHO et al., 2009). Na ordem

Diptera, existem relatos de parasitoidismo de Phoridae e cleptoparasitismo de Calliphoridae sobre formigas poneromorfas.

Phoridae

Phoridae é uma família da ordem Diptera constituída por espécies de tamanho pequeno, entre 0,4 e 6,0 mm de comprimento, geralmente com corpo compacto, frequentemente cerdoso e venação característica, com veias radiais e costal espessas, sem veias transversais (BROWN, 2009). Representantes da família são encontrados em todas as regiões biogeográficas e reúnem 4 mil espécies em 289 gêneros (THOMPSON, 2008), com aproximadamente 850 espécies no Brasil (AMENT; PEREIRA, em preparação).

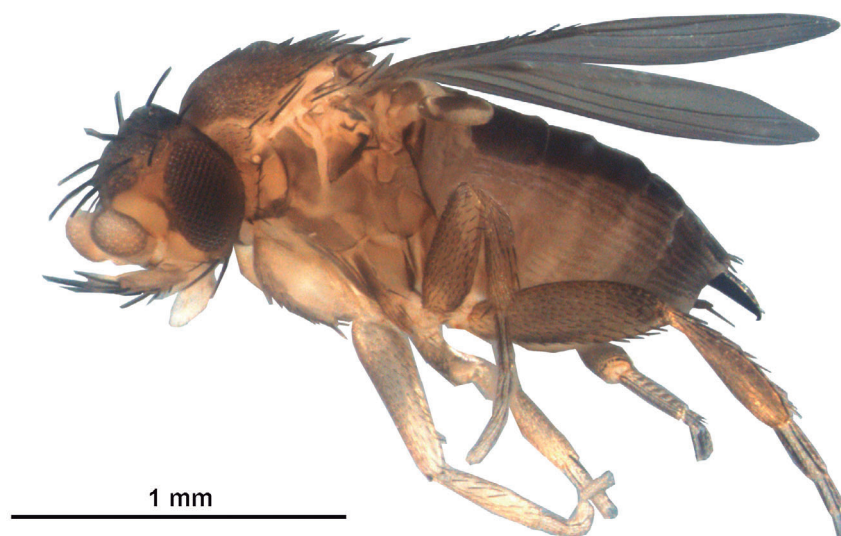
As espécies de Phoridae apresentam extensa plasticidade quanto a ocupação de nichos ecológicos, destacando-se como polinizadoras, minadoras, decompositoras, associadas a fungos, predadoras na fase larval, produtores de miiases, cavernícolas, parasitoides de invertebrados, incluindo: moluscos, aranhas, anelídeos, miriápodes, diplópodes e insetos (DISNEY, 1994, BROWN, 2009).

Com o intuito de localizar seus hospedeiros, os forídeos podem usar informações visuais e sinais químicos. Esses últimos podem ser produzidos através de recrutamento para defesa da colônia, ou para forrageio (ORR et al., 1997), quando as formigas são feridas em combates com outras formigas, ou sofrem predação parcial, como ocorre na interação de *Apocephalus paraponerae* Borgmeier com a formiga *Paraponera clavata* (Fabricius) (BROWN; FEENER, 1991).

Alguns autores sugerem que essa atração através de ferimentos é uma forma exclusiva e específica dos forídeos parasitoides das poneromorfas. Essa suposição se dá em função dos estudos realizados até o momento que não encontraram em outros grupos de formigas – como por exemplo em *Atta* e *Solenopsis* (Myrmicinae) e *Eciton* (Dorylinae) – a mesma forma de atração para parasitismo (BROWN; FEENER, 1991).

Dentre os forídeos que são encontrados associados às colônias das poneromorfas podemos citar os parasitoides propriamente ditos, tais como os gêneros *Apocephalus* Coquillett (Figura 27-1) e *Megaselia* Rondani, assim como espécies que vivem associadas às colônias das formigas como *Cataclinusa* Schmitz, *Rhynchomicropteron* Annandale, *Puliciphora* Dahl e *Woodiphora* Schmitz (Tabela 27-1). Dentro desse último grupo, muitas espécies possuem fêmeas ápteras ou braquípteras que geralmente são carregadas pelo macho durante a cópula. Essas últimas espécies são atraídas pelas colônias das formigas, vivendo na maioria das vezes como inquilinas temporárias.

Forídeos do gênero *Rhynchomicropteron* vivem associados a colônias de formigas e cupins (BROWN, 1992) e foram reportados em associação com as formigas do gênero *Leptogenys* Roger.

FIGURA 27-1 – Parasitoide *Apocephalus* sp. (Phoridae). Espécime coletada em Cachoeiras de Macacu – RJ, Brasil.

Esses forídeos foram primeiramente classificados por Disney (1990, 1991) e Steghaus-Kovac e Disney (1990) como parasitoides dessas formigas, mas, após uma análise minuciosa da morfologia das larvas desse gênero, foi observado que não possuíam as características próprios ao parasitoides e uma função de necrófagos lhes foi atribuída, uma vez que se alimentam dos restos dos detritos produzidos pelas formigas na colônia (BROWN, 1992).

Estudos sobre a morfologia de *Megaselia insignicauda* Disney, parasitoide da espécie *Leptogenys mutabilis* (Smith), apontaram que os omatídeos inferiores dos olhos são maiores do que em espécies aparentadas, sugerindo a associação com o hábito de pairar acima do hospedeiro escolhido antes de um ataque de oviposição (DISNEY; SCHROTH, 1989).

Assim como ocorre com frequência nas formigas de correição – Dorylinae – forídeos da espécie *Puliciphora rosei* Disney foram reportados seguindo a trilha da Ponerinae *Leptogenys mutabilis* Brown (1992). O gênero *Cataclinusa* Schmitz foi reportado colocando seus ovos sobre larvas de formigas do gênero *Pachycondyla* Smith, (WHEELER, 1910). Uma espécie desse mesmo gênero, *Cataclinusa pachycondylae* (Brues), foi observada em estudos posteriores como um ectoparasita de *Pachycondyla harpax* (Fabricius), nos quais suas larvas ficavam aderidas às larvas da formiga, roubando o alimento recebido (Figura 27-2) (DISNEY, 1994).

No gênero *Dinoponera* Roger, Disney descreveu três novas espécies de forídeos associados à

TABELA 27-1 – Forídeos (Diptera-Phoridae) associados às formigas poneromorfas

Formiga hospedeira		Forídeo (Diptera-Phoridae)		Referência
Subfamília	Espécies	Subfamília	Espécies	
Ectatomminae	*Ectatomma ruidum* Roger	Metopininae	*Apocephalus glabriventris* Brown	Brown, 2015
	Ectatomma tuberculatum (Olivier)		*Apocephalus lobicauda* Brown	Brown, 2015
	Ectatomma tuberculatum (Olivier)		*Apocephalus paraponerae* Borgmeier	Brown, 2015
	Gnamptogenys bispinosa (Emery)		*Apocephalus asyndetus* Brown	Brown, 2015
	Gnamptogenys sp.		*Apocephalus atrimarginatus* Brown	Brown, 2015
Ponerinae		Metopininae		
	Dinoponera gigantea (Perty)		*Apocephalus gigantivorus* Brown	Brown, 2015
	Dinoponera gigantea (Perty)		*Apocephalus miricauda* Borgmeier	Brown, 2015
	Dinoponera longipes Emery		*Apocephalus dinoponerae* Brown	Brown, 2015
	Dinoponera longipes Emery		*Apocephalus kungae* Brown	Brown, 2015
	Dinoponera lucida Emery		*Apocephalus exlucida* Disney	Disney et al., 2015
	Dinoponera lucida Emery		*Megaselia* species A Disney	Disney et al., 2015
	Dinoponera lucida Emery		*Megaselia* species B Disney	Disney et al., 2015
	Leptogenys processionalis distinguenda (Emery)		*Puliciphora rosei* Disney	Schmid-Hempel, 1998
	Leptogenys ebenina Forel		*Puliciphora microphthalma* (Schmitz; Mjøberg)	Schmid-Hempel, 1998
	Leptogenys mutabilis (Smith)		*Puliciphora rosei* Disney	Schmid-Hempel, 1998
	Leptogenys diminuta (Smith)		*Puliciphora knighti* (Disney)	Schmid-Hempel, 1998
	Leptogenys mutabilis (Smith)		*Megaselia insignicauda* Disney	Schmid-Hempel, 1998
	Leptogenys sp.		*Puliciphora longipes* Schmitz por Mjoberg	Schmid-Hempel, 1998
	Leptogenys sp.		*Puliciphora rosei* Disney	Schmid-Hempel, 1998
	Neoponera villosa (Fabricius)		*Apocephalus constrictus* Brown	Brown, 2015
	Neoponera villosa (Fabricius)		*Apocephalus crassilatus* Brown	Brown, 2015
	Neoponera villosa (Fabricius)		*Apocephalus globosus* Brown	Brown, 2015
	Neoponera apicalis (Latreille)		*Apocephalus constrictus* Brown	Brown, 2015
	Neoponera apicalis (Latreille)		*Apocephalus crassilatus* Brown	Brown, 2015
	Neoponera commutata (Roger)		*Apocephalus deceptus* Brown	Brown, 2015
	Neoponera crenata (Roger)		*Cataclinusa bucki* Schmitz	Schmid-Hempel, 1998
	Neoponera laevigata (Smith)		*Ecitomyia juxtaposita* Borgmeier	Schmid-Hempel, 1998
	Neoponera unidentata (Mayr)		*Apocephalus atrimarginatus* Brown	Brown, 2015
	Neoponera unidentata (Mayr)		*Apocephalus constrictus* Brown	Brown, 2015
	Neoponera unidentata (Mayr)		*Apocephalus crassilatus* Brown	Brown, 2015
	Odontomachus affinis Guérin-Méneville		*Lenkoa aurita* Borgmeier	Schmid-Hempel, 1998
	Odontomachus bauri Emery		*Apocephalus atrimarginatus* Brown	Brown, 2015
	Odontomachus bauri Emery		*Apocephalus atrimarginatus* Brown	Brown, 2015

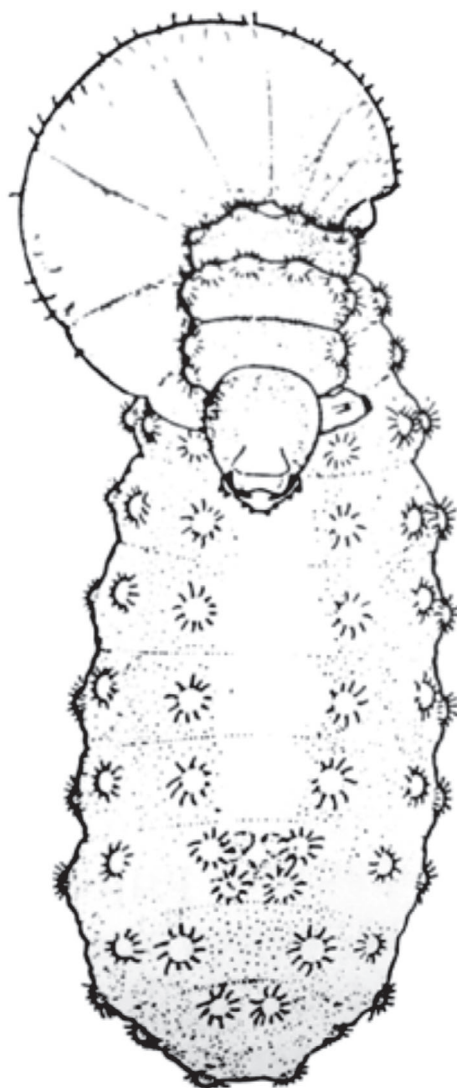
Formiga hospedeira		Forídeo (Diptera-Phoridae)		Referência
Subfamília	Espécies	Subfamília	Espécies	
Ponerinae		Metopininae		
	Odontomachus chelifer (Latreille)		*Apocephalus atrimarginatus* Brown	Brown, 2015
	Odontomachus chelifer (Latreille)		*Apocephalus paldiae* Brown	Brown, 2015
	Odontomachus haematodus (L.)		*Apocephalus lopesi* Brown	Brown, 2015
	Odontomachus hastatus (Fabr.)		*Apocephalus atrimarginatus* Brown	Brown, 2015
	Odontomachus laticeps Roger		*Apocephalus atrimarginatus* Brown	Brown, 2015
	Odontomachus simillimus Smith		*Megaselia pagei* Disney	Schmid-Hempel, 1998
	Odontomachus simillimus Smith		*Woodiphora pallidinervis* Borgmeier	Schmid-Hempel, 1998
	Pachycondyla crassinoda (Latr.)		*Apocephalus atrimarginatus* Brown	Brown, 2015
	Pachycondyla crassinoda (Latr.)		*Apocephalus densepilosus* Brown	Brown, 2015
	Pachycondyla crassinoda (Latr.)		*Apocephalus trifidus* Brown	Brown, 2015
	Pachycondyla harpax (Fabr.)		*Apocephalus atrimarginatus* Brown	Brown, 2015
	Pachycondyla harpax (Fabr.)		*Apocephalus eurydomus* Brown	Brown, 2015
	Pachycondyla harpax (Fabr.)		*Cataclinusa pachycondylae* (Brues)	Schmid-Hempel, 1998
	Pachycondyla impressa (Roger)		*Apocephalus atrimarginatus* Brown	Brown, 2015
	Pachycondyla impressa (Roger)		*Apocephalus collatus* Brown	Brown, 2015
	Pachycondyla impressa (Roger)		*Apocephalus constrictus* Brown	Brown, 2015
	Pachycondyla impressa (Roger)		*Apocephalus contortiventris* Brown	Brown, 2015
	Pachycondyla impressa (Roger)		*Apocephalus crassilatus* Brown	Brown, 2015
	Pachycondyla impressa (Roger)		*Apocephalus latinsulosus* Brown	Brown, 2015
	Pachycondyla striata Smith		*Apocephalus piliventris* Borgmeier	Brown, 2015
	Paraponera clavata (Fabricius)		*Apocephalus paraponerae* Borgmeier	Schmid-Hempel, 1998
	Paraponera clavata (Fabricius)		*Apocephalus tanyurus* Brown	Brown, 2015
Ponerinae	*Leptogenys processionalis distinguenda* (Emery)	Phorinae	*Rhynchomicropteron nudiventer* Papp	Schmid-Hempel, 1998
	Leptogenys processionalis distinguenda (Emery)		*Rhynchomicropteron necaphidiforme* Disney	Schmid-Hempel, 1998
	Leptogenys kitteli (Mayr)		*Rhynchomicropteron nudiventer* Papp	Schmid-Hempel, 1998
	Leptogenys mutabilis (Smith)		*Rhynchomicropteron nudiventer* Papp	Schmid-Hempel, 1998
	Leptogenys processionalis (Jerdon)		*Rhynchomicropteron puliciforme* Annandale	Schmid-Hempel, 1998
	Leptogenys cf. mutabilis (Smith)		*Rhynchomicropteron necaphidiforme* Disney	Brown, 1992
	Leptogenys mutabilis (Smith)		*Rhynchomicropteron nudiventer* Papp	Brown, 1992
	Leptogenys ocellifera (Roger)		*Rhynchomicropteron puliciforme* Annandale	Brown, 1992
	Leptogenys sp.		*Rhynchomicropteron aphidiforme* Schmitz	Brown, 1992
	Myopias maligna (Smith)		*Myopiomyia harmani* Disney	Schmid-Hempel, 1998
	Odontomachus bauri Emery		*Dohrniphora oricilla Kung;* Brown	Brown, 2015
	Odontomachus chelifer (Latreille)		*Dohrniphora longirostrata* (Enderlein)	Brown, 2015
	Odontomachus erythrocephalus Emery		*Dohrniphora conlanorum* Kung; Brown	Brown, 2015
	Odontomachus rixosus Smith		*Stethopathusa corporaali* Schmitz	Schmid-Hempel, 1998

D. lucida Emery (DISNEY et al., 2015). Esse trabalho ratifica uma grande necessidade de pesquisas acerca da biologia das espécies dos hospedeiros e dos inimigos naturais, visto que *D. lucida* se encontra atualmente na lista vermelha de animais em risco de extinção (CAMPIOLO; DELABIE, 2008).

Além dos parasitoides e dos indivíduos que vivem associados às colônias, um comportamento inusitado foi registrado entre o gênero de forídeo *Dohrniphora* e a Ponerinae do gênero *Odontomachus*. Nessa interação, os forídeos foram atraídos por odores liberados por feridas provocadas nas formigas e posteriormente eles foram flagrados decapitando-as. Foi verificado que as fêmeas dos forídeos não possuíam ovos fecundados para ovipor na cabeça das formigas, excluindo assim a possibilidade de um processo de parasitismo e classificando-as como saprófagas (BROWN, 2015).

Calliphoridae

A família Calliphoridae é composta por dípteros caliptrados e têm distribuição mundial. Até o ano de 2008, 1.526 espécies distribuídas em 108 gêneros estavam descritas (THOMPSON, 2008), sendo 126 espécies descritas para a Região Neotropical (AMORIM et al., 2002). Muitas espécies desta família possuem importância médica, veterinária e sanitária (CARVALHO et al., 2009).

FIGURA 27-2 – Larva de *Cataclinusa pachycondylae* praticando ectoparasitismo em larva de *Pachycondyla harpax*. Redesenhado de Disney (1994)

Diferente dessas espécies de interesse médico-forense, e atuando como um inimigo natural, o gênero *Bengalia* Robineau-Desvoidy já foi registrado praticando cleptoparasitismo, roubando presas de operárias do gênero *Bothroponera* Mayr que estavam forrageando fora da colônia (MASCHWITZ; SCHONEGGE, 1980). Para esse ataque, as moscas ficam geralmente na vegetação ou em pedras próximas a trilha das formigas para emboscá-las (ROGNES, 2009).

Diversidade e biologia dos Hymenoptera inimigos naturais de formigas poneromorfas

A ordem Hymenoptera é um dos táxons de insetos mais abundantes e diversificados, com aproximadamente 119 mil espécies descritas ao redor do mundo (HOL, 2014). Na Região Neotropical, segundo Fernández (2002), este número chega a 24 mil espécies, que são distribuídas em 76 famílias. Estas famílias são tradicionalmente distribuídas em duas subordens: Symphyta, que é um agrupamento artificial de himenópteros considerados mais basais; e os Apocrita, que são os himenópteros mais amplamente estudados (como abelhas, vespas e formigas, por exemplo). Este último ainda se subdivide em duas infraordens (ou seções): Parasitica (Terebrantes) e Aculeata (GAULD; BOLTON, 1988; GRIMALDI; ENGEL, 2005). Estudos filogenéticos, no entanto, têm proposto que tanto Symphyta como Parasitica são grupamentos artificiais (parafiléticos), enquanto os Apocrita são amplamente aceitos como um táxon monofilético (NIEVES-ALDREY et al., 2006). Porém, essas denominações ainda são úteis para separar os grandes grupos de himenópteros e ainda são usados por muitos autores (MASON et al. 2006; GOULET; HUBER, 1993).

Em todos esses grupos de himenópteros podem ser encontrados insetos com hábitos altamente diferenciados como os parasitas, os ecto, endo e hiperparasitoides, formadores de galhas (tumores em plantas), herbívoros, polinizadores, predadores, além de espécies eussociais (GODFRAY, 1994; AUSTIN; DOWTON, 2000; DALMOLIN et al., 2004; GRIMALDI; ENGEL, 2005).

De acordo com Mason et al. (2006), cerca de 75% de todos os apócritos são parasitoides de insetos ou aranhas em seu estágio larval. Quando alcança a maturidade, o parasitoide emerge como um adulto de vida livre, que pode ser carnívoro ou se alimentar de néctar, pólen etc (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; PASSERA; ARON, 2005). Muitos desses parasitoides têm sido relacionados com formicídeos de diversas subfamílias. De acordo com as extensas revisões feitas por Lachaud e Pérez-Lachaud (2012; 2015), apesar do variado e sofisticado sistema de defesa das formigas, até o momento já foram detectadas 138 espécies de himenópteros parasitoides que as atacam, distribuídas em três superfamílias: Chalcidoidea, Ichneumonoidea e Diaprioidea.

Existem ainda casos relatados para o parasitismo social entre os himenópteros. Esse padrão comportamental é observado em vários grupos de espécies das famílias Vespidae e Formicidae (BUSCHINGER, 2009), sendo que novos casos de parasitismo social continuam a ser descritos a

cada ano (BOER; NOORDIJK, 2005, HORA et al., 2005a; ADAMS; LONGINO, 2007), o que sugere que, até o momento, é conhecida apenas uma pequena fração da fauna de parasitas de organismos sociais que existe no Planeta (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

Parasitoides de formigas

Entre as subfamílias de formigas que compõem o agrupamento das poneromorfas, as relações de parasitoidismo são pouco conhecidas e até o momento só foram registradas interações diretas de poneromorfas com membros da superfamília Chalcidoidea (Tabela 27-2). No Brasil, os registros dessas interações são ainda mais escassos, com somente uma publicação até o presente momento (BUYS et al., 2010). No entanto, outros registros foram feitos, mas ainda não publicados (SANTOS et al. em preparação).

Superfamília Chalcidoidea

Chalcidoidea é um grupo megadiverso de insetos, cujas espécies muitas vezes possuem brilho metálico e tamanho reduzido (os menores variam de 1 – 4 mm e os maiores podem chegar a 45 mm), podendo possuir asas ou não. Quando as asas estão presentes, elas têm uma venação reduzida, sem células completamente fechadas (MUNRO, et al., 2011; CNC, 2013).

Existem cerca de 22 mil espécies descritas de Chalcidoidea, que estão distribuídas em 2 mil gêneros e aproximadamente 20 famílias (NOYES, 2003; CNC, 2013). Apesar dessa grande diversidade numérica, estrutural e biológica (GIBSON, 2006), análises morfológicas e moleculares indicam que a superfamília Chalcidoidea é monofilética (GIBSON, 2006; MUNRO, et al., 2011; HERATY et al., 2012), mas existem problemas nas relações evolutivas entre suas famílias e até mesmo dentro das próprias famílias (MUNRO et al., 2011; HERATY et al., 2012). Assim, o relativamente grande número de famílias (se comparado a Ichneumonoidea, por exemplo, que possui somente duas) pode estar refletindo tanto a maior diversidade morfológica do grupo, como também a falta de entendimento de sua história evolutiva (GIBSON et al., 1999; GIBSON, 2006).

Existem vários calcidoideos que são fitófagos ou predadores, mas a maioria das famílias é parasitoide (CNC, 2013), atacando praticamente todas as ordens e todas as fazes de vida dos insetos (GRISSELL; SCHAUFF, 1997). Inclusive, existem espécies da família Aphelinidae que podem parasitar o sexo oposto de seu próprio táxon (WOOLLEY, 1997).

De acordo com os registros realizados até o ano de 2012, esta superfamília inclui mais do que 70% de todas as espécies de vespas que parasitam formigas (LACHAUD; PEREZ-LACHAUD, 2012). Em relação às poneromorfas, até o momento foram registradas três famílias de parasitoides que as atacam: Encyrtidae, Eucharitidae e Perilampidae (Tabela 27-2).

Encyrtidae

Encyrtidae é uma família cosmopolita (NOYES, 2006) e com a maior diversidade estrutural e numérica dos Chalcidoidea: existem cerca de 745 gêneros e 3.825 espécies descritas (NOYES; HANSON, 2006). Destas, estima-se que 565 espécies e aproximadamente 180 gêneros podem ser encontrados na Região Neotropical (NOYES, 2006). No entanto, o grupo é pouco estudado e estes números podem ser bem maiores, visto que extrapolações realizadas a partir da fauna da Costa Rica – que é considerada como uma das mais bem estudadas – sugerem que mais de 15 mil espécies podem ocorrer somente na Região Neotropical (NOYES, 2006).

Os indivíduos adultos dessa família têm entre 0.3 e 0.5 mm, possuindo uma veia marginal muito curta na asa anterior (Figura 27-3) (GIBSON, 1993; TRJAPITZIN, 2008). Seus habitats são os mais variados, mas são particularmente diversos em baixas altitudes, no dossel e em áreas muito secas (NOYES, 2006).

Os imaturos, em sua maioria, sobrevivem parasitando cerca de 150 famílias de artrópodes, mas são principalmente endoparasitoides de diversas ordens de insetos (NOYES, 2006), sendo uma das mais importantes famílias para o controle biológico desses animais – cerca de 40 espécies de Encyrtidae foram introduzidas na Região Neotropical para fins de controle biológico (NOYES; HAYAT, 1994; TRJAPITZIN, 2008; NOYES, 2000; 2012). No entanto, a especificidade em relação ao hospedeiro de muitos Encyrtidae permanece incerta, pois alguns membros da família parecem se desenvolver muito bem em diferentes espécies de insetos, enquanto outras parecem ser parasitas de um hospedeiro específico (NOYES; HAYAT,

FIGURA 27-3 – Representante do gênero *Metaphycus* *Mercet* (Encyrtidae). Espécime coletado em Santa Maria do Jetibá, Espírito Santo, Brasil

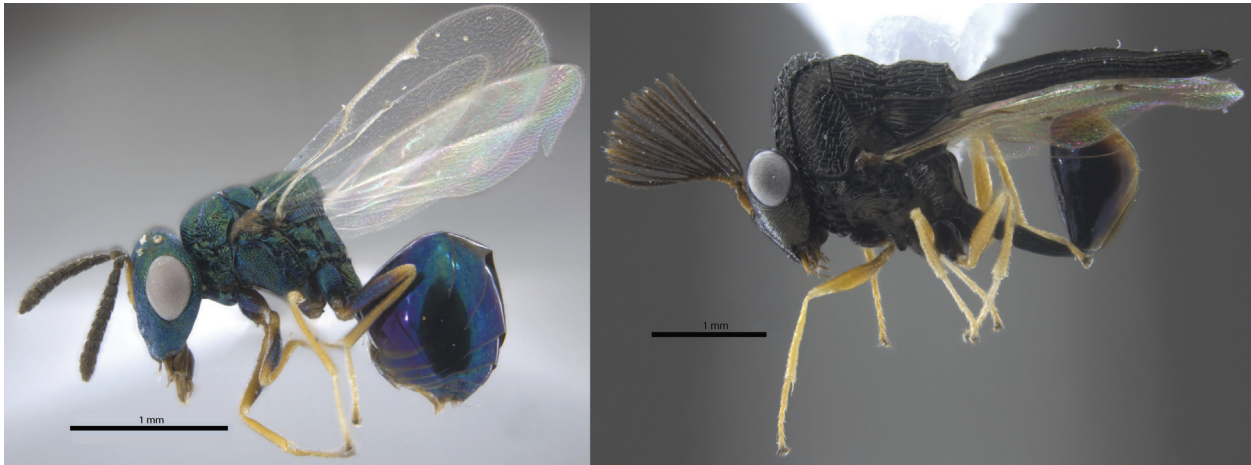
1994; GUERRIERI; NOYES, 2000; NOYES, 2000). Porém, presume-se que muitos grupos parasitam hospedeiros de um grupo restrito - como Hymenoptera ou Lepidoptera, por exemplo (NOYES, 2006). Na maioria das vezes, as espécies são ovipositadas no hospedeiro em seu estágio de larva ou ninfa, mas são conhecidos algumas espécies que ovipositam na pupa ou até mesmo nos adultos (NOYES, 2006).

Em relação aos formicídeos, poucos Encyrtidae têm sido relatados como parasitoides diretos (PEREZ-LACHAUD et al., 2012; 2015), de maneira que existem poucas informações publicadas a respeito da biologia e comportamento dos Encyrtidae parasitoides desses insetos. Os poucos estudos existentes na literatura que analisam interações de Encyrtidae com formigas ou mesmo com outras ordens de insetos indicam que as fêmeas desses parasitoides são cuidadosas na escolha do ninho, do indivíduo e até mesmo da fase de vida do hospedeiro que vão atacar (WHEELER, 1907; STRAND, 1989; ZAPPALÀ et al., 2007).

Somente um registro dessas interações foi realizado com poneromorfas até o momento (Tabela 27-2). Tal registro foi feito por Peréz-Lachaud et al. (2012) na Guiana Francesa, onde observaram pupas da formiga arborícola *Neoponera goeldii* Forel parasitadas por *Blanchardiscus pollux* Noyes. De acordo com essas observações, *B. pollux* é um endoparasitoide gregário (apesar da maioria dos parasitoides de Encyrtidae serem solitários). A oviposição ocorre geralmente na parte dorsal e anterior do gáster, próximo ao pecíolo da pupa (PERÉZ-LACHAUD et al., 2012). Ali, eles parecem formar uma pequena massa compacta e quando estão prontos para deixar seu hospedeiro, saem todos por um mesmo orifício pequeno (provavelmente aberto pelas peças bucais de um deles) que é feito na pupa. Outras questões da biologia desses parasitoides – como mecanismos de oviposição e engano das defesas das colônias de formigas – permanecem desconhecidas, visto que esse é o primeiro registro de hospedeiros do gênero *Blanchardiscus*. De fato, este gênero é pouco conhecido, e até o momento, só duas espécies foram descritas.

Eucharitidae

A família Eucharitidae é distribuída por quase todas as regiões zoogeográficas (ainda não existe registro na Nova Zelândia e em algumas pequenas ilhas oceânicas) (HERATY, 2002), formando um grupamento monofilético de animais pequenos (2 a 5 mm). Suas cores variam do metálico ao preto (ou com padrões de amarelo e preto) e possuem uma asa anterior com veia marginal relativamente longa (Figura 27-4) (HERATY, 2006). Esta é uma das menores famílias dentro da

FIGURA 27-4 – Representantes da família Eucharitidae: a) gênero *Orasema* Cameron; b) gênero *Kapala* Cameron. Espécimes coletados em Conceição da Barra, Espírito Santo, Brasil.

superfamília Chalcidoidea: até o ano de 2014 foram descritos 56 gêneros e menos que 500 espécies (HERATY, 2014). Na Região Neotropical ocorrem duas subfamílias: Oraseminae e Eucharitinae, que englobam aproximadamente 160 espécies e 16 gêneros (HERATY, 2002; HERATY, 2014).

Todos Eucharitidae, cujo hospedeiro é conhecido, parasitam formigas (CLAUSEN, 1940; HERATY, 2002; HERATY et al., 2012; TORRÉNS, 2013). Para as poneromorfas, os trabalhos publicados até o momento mostram que as subfamílias mais atacadas são as Ponerinae e as Ectatomminae (Tabela 27-2).

Os Eucharitidae, ao contrário da maioria das famílias de vespas parasitoides, não depositam seus ovos no ninho do hospedeiro. As fêmeas utilizam seu ovipositor espesso para colocar os ovos (individualmente ou em massa) em incisões feitas nas folhas, flores ou frutos de plantas de diversas famílias, como Asteraceae e Malvaceae (CLAUSEN, 1940; JOHNSON, 1988; TORRÉNS, 2013). Após a eclosão, as larvas chamadas de "planídios" são muito pequenas, geralmente menores do que 0.13 mm, porém muito ativas e com estruturas caudais que possibilitam o salto (HERATY et al., 2004; TORRÉNS, 2013). Para chegar às formigas, que são seu hospedeiro final, essas larvas lançam mão de diferentes comportamentos: tanto podem ser levadas para o ninho se as formigas carregam os frutos em que estão depositadas (HERATY; BARBER, 1990) ou, mais comumente, adotando um comportamento de forésia – utilizando um carregador que pode ser outro parasitoide, algum inseto que sirva de presa para sua formiga hospedeira ou algum outro mirmecófilo (HERATY et al., 2004). Porém, a maioria dos planídios irá utilizar operárias de sua formiga hospedeira que estão forrageando (CLAUSEN, 1940; HERATY et al., 2004; TORRÉNS, 2013), pois é provável que as formigas sejam de alguma maneira atraídas pelas larvas dos parasitoides. A partir de estudos de laboratório, Heraty e Barber (1990) observam que formigas do gênero *Camponotus* Mayr são atraídas pelo líquido liberado pelas larvas recém-eclodidas, o que resultava na transferência de vários planídios para as partes bucais das formigas, que os carregam até o ninho. Por outro lado, os ovos dos parasitoides são levados por formigas do gênero *Paratrechina* Motschulsky, a medida que amadurecem, pois há uma secreção apical nesses ovos que poderia ser uma valiosa fonte nutricional para as formigas (HERATY et al., 2004). Uma vez dentro do ninho, o planidio anexa-se a uma larva, mas não se desenvolve até que a mesma chegue ao estágio larval final ou até a fase de pré-pupa (CLAUSEN 1941). Os planídios de Eucharitidae podem ser tanto ectoparasitoides como endoparasitoides da formiga hospedeira: Gollumiellinae e Oraseminae são endoparasitoides, enquanto que as Eucharitinae são ectoparasitoides (WHEELER, 1907; HERATY; MURRAY, 2013).

O tamanho diminuto dos planídios tem sido usado como justificativa para explicar sua entrada e permanência no ninho sem que as formigas o percebam (VANDER MEER et al., 1989). Assim, eles desenvolvem-se como coinobiontes, através de

três ínstares que se alimentam sobre a região ventral e torácica das pupas hospedeiras (HERATY, 1994; HERATY et al., 2004). Normalmente, apenas um parasitoide se desenvolve por cada pupa, mas pode haver tanto o multiparasitismo como o superparasitismo.

Os parasitoides normalmente emergem das pupas dentro do ninho de seus hospedeiros e podem sair por si só, ou ser carregados para fora das colônias pelas formigas como se fossem lixo (LACHAUD et al., 1998; PÉREZ-LACHAUD et al., 2006a; TORRÉNS, 2013). Se os parasitoides permanecem dentro da colônia por algumas horas, as formigas mostram apenas uma moderada agressividade a eles (LACHAUD; PEREZ-LACHAUD, 2012; LACHAUD et al., 1998), o que pode ser resultado tanto de adaptações morfológicas como de mimetismo químico dos parasitoides (LACHAUD et al., 1998; HOWARD et al., 2001; PÉREZ-LACHAUD et al., 2015). Espécies do gênero *Dilochanta*, por exemplo, possuem uma depressão no escutelo que pode estar associada a secreções que provavelmente têm alguma relação com a ausência de agressões aos parasitoides em suas primeiras horas de vida dentro do ninho (LACHAUD et al., 1998; HERATY, 1998). Um único caso de Eucharitidae emergindo fora do ninho de seus hospedeiros foi registrado no Brasil por Buys et al. (2010), que observaram pupas parasitadas de *Dinoponera lucida* Emery sendo carregadas para fora do ninho onde, só então, os parasitoides emergiam.

Uma vez fora da colônia do hospedeiro, os parasitas adultos costumam acasalar logo após a emergência (dentro de algumas horas). Os indivíduos de algumas espécies não se alimentam (JOHNSON, 1988) e vivem poucos dias, de maneira que raramente são capazes de se dispersar por maiores distâncias (CLAUSEN, 1923).

Durante muito tempo acreditou-se que a relação entre Eucharitidae e Formicidae era espécie-específica, mas diversos estudos têm demonstrado que algumas destas vespas podem atacar diferentes gêneros e mesmo diferentes subfamílias de formigas (PÉREZ-LACHAUD, et al., 2006b; LACHAUD et al., 2012). *Kapala iridicolor* (Cameron), por exemplo, foi observada parasitando espécies de *Ectatomma* Smith, *Gnamptogenys* Roger, e *Pseudoponera* Emery (Tabela 27-2) (PÉREZ-LACHAUD, et al., 2006a; LACHAUD et al., 2012). No entanto, é interessante ressaltar que as espécies de Eucharitidae atacam normalmente gêneros de formigas intimamente relacionados (HERATY, 2002) e existe certa especificidade entre subfamílias de Eucharitidae e Formicidae: Oraseminae são parasitas de Myrmicinae, enquanto Eucharitinae são parasitas de Ponerinae ou Formicinae (HERATY, 1994).

Por último, os efeitos das vespas sobre seus hospedeiros ainda não estão claramente quantificados (MURRAY et al., 2013), embora os adultos e as larvas tenham sido registradas em ninhos de formigas durante todo o ano, com taxas de parasitismo que podem chegar a 25% do total de pupas (CLAUSEN, 1923; PÉREZ-LACHAUD et al., 2010).

Perilampidae

São reconhecidos cerca de 280 espécies e 15 gêneros de Perilampidae (UCD, 2004), os quais compreendem três subfamílias: Chrysolampinae, Philomidinae e Perilampinae (HERATY el al., 2012; HERATY; MURRAY, 2013). Apesar de serem morfologicamente distintas, essas são agrupadas na mesma família tendo em vista caracteres morfológicos dos adultos e do primeiro ínstar do estágio larval (DARLING; MILLER 1991). Perilampidae e Eucharitidae formam um grupo monofilético dentro de Chalcidoidea (HERATY et al., 2012; HERATY; MURRAY, 2013).

Os espécimes da família Perilampidae têm entre 1 e 12 mm de comprimento, com coloração escura que pode ser de metálica a preta, e asas com venação reduzida, cuja veia marginal tem tamanho médio (Figura 27-5).

Diferentemente de Eucharitidae, Perilampidae tem uma maior diversidade de hospedeiros, abrangendo diversas ordens de insetos, como Neuroptera, Coleoptera, Diptera e Hymenoptera (DARLING, 2006). No entanto, interações desses parasitoides com poneromorfas só foram registradas até o momento no sudeste do Peru por Davidson e Fisher (1991). Foi observada a emergência de vários Perilampidae (cerca de nove indivíduos de uma espécie que permanece não identificada) de uma única larva da Ponerinae *Neoponera luteola* (Roger), que nidifica em troncos de *Cecropia membranacea* Trécul (Rosales: Urticaceae). De acordo com os autores, os ninhos de *N. luteola* são alvos particularmente fáceis para os parasitoides por que o acesso ao ninho é largo e está aberto para que a rainha da formiga possa recolher os corpúsculos müllerianos. Outros detalhes da biologia e comportamento desses

FIGURA 27-5 – Representante da família Perilampidae. Espécime coletado em Conceição da Barra, Espírito Santo, Brasil

parasitoides não foram detalhados até o momento, mas a literatura descreve essas interações com outros organismos (HERATY; DARLING, 1984; DARLING; MILLER, 1991; DARLING, 1992; HERATY; MURRAY, 2013), observando-se que as características comportamentais e biológicas de Perilampidae assemelham-se àquelas de seu grupo irmão, os Eucharitidae.

Entre as características compartilhadas por essas duas famílias estão a morfologia da larva do tipo planídio e os comportamentos de oviposição das fêmeas (HERATY; DARLING, 1984; DARLING; MILLER, 1991; DARLING, 1992). Uma fêmea adulta coloca cerca de 500 ovos nas imediações do hospedeiro do qual emergiu (HERATY; DARLING, 1984). Ela utiliza seu ovipositor para inserir os ovos dentro do tecido vegetal, principalmente em folhas e frutos, e o primeiro estágio, o planídio, é bastante esclerotizado e ativo, localizando o hospedeiro e aderindo-se a ele. Em muitos casos, o planídio não se alimenta até que o hospedeiro comece sua fase de pupa (DARLING, 2006). A literatura aponta que somente um planídio se desenvolverá em cada larva de formiga (DARLING, 1992; HERATY; MURRAY, 2013), no entanto, Davidson e Fisher (1991) observaram vários Perilampidae emergindo de um único hospedeiro.

O primeiro e o segundo ínstares da larva se desenvolvem como ectoparasitas típicos na região torácica ventral posterior da pupa hospedeira (CLAUSEN 1940; DARLING; MILLER, 1991; DARLING, 1999). As fases posteriores da larva, no entanto, podem ser secundariamente endoparasitas ou hiperparasitas (DARLING; ROBERTS, 1999; HERATY; MURRAY, 2013). Várias espécies da subfamília Perilampinae são hiperparasitoides, desenvolvendo-se em Tachinidae (Diptera) e Ichneumonidae (Hymenoptera) (CLAUSEN, 1940). Algumas espécies podem ser hiperparasitoides obrigatórios, enquanto outras são facultativos (LAING; HERATY, 1981; HERATY; DARLING, 1984).

Todos os Perilampidae completam o seu desenvolvimento após quatro ínstares e são conobiontes (DARLING; MILLER, 1991). Quando se tornam adultos, eles podem ser observados alimentando-se em flores (principalmente espécies da subfamília Perilampinae), mas alguns também se alimentam de “honeydew” (UCD, 2004). Uma fêmea da espécie *Perilampus aeneus* (Rossius) foi observada perfurando a epiderme de uma folha para se alimentar de exsudato (HERATY; DARLING, 1984).

TABELA 27-2 – Himenópteros parasitoides registrados em parasitoidismo direto com formigas poneromorfas

Formiga hospedeira		**Himenoptero parasitoide**		**Referência**
Subfamília	Espécies	Família	Espécie	
Ponerinae		Encyrtidae		
	Neoponera goeldii (Forel)		*Blanchardiscus* sp. ? *pollux* Noyes	Pérez-Lachaud et al., 2012
Ectatomminae		Eucharitidae		
	Ectatomma brunneum F. Smith		*Dicoelothorax platycerus* Ashmead	Torréns; Heraty, 2012
	Ectatomma brunneum F. Smith		*Galearia latreillei* (Guérin-Méneville)	Torréns, 2013
	Ectatomma brunneum F. Smith		*Kapala* sp.	Lachaud et al., 2012
	Ectatomma ruidum Roger		*Kapala iridicolor* (Cameron)	Howard et al., 2001; Pérez-Lachaud et al., 2006a
	Ectatomma ruidum Roger		*Kapala izapa* Carmichael	Pérez-Lachaud et al., 2006a
	Ectatomma tuberculatum (Olivier)		*Dilocantha lachaudii* Heraty	Lachaud et al., 1998; Heraty, 1998
	Ectatomma tuberculatum (Olivier)		*Isomerala coronata* (Westwood)	Cook, 1905
	Ectatomma tuberculatum (Olivier)		*Kapala* sp.	Pérez-Lachaud et al., 2006b
	Gnamptogenys menadensis (Mayr)		*Pogonocharis browni* Heraty	Heraty, 2002
	Gnamptogenys regularis Mayr		*Kapala iridicolor* (Cameron)	Pérez-Lachaud et al., 2006a
	Gnamptogenys striatula Mayr		*Kapala iridicolor* (Cameron)	Pérez-Lachaud et al., 2006a
	Gnamptogenys sulcata (F. Smith)		*Kapala iridicolor* (Cameron)	Pérez-Lachaud et al., 2006a
	Gnamptogenys sulcata (F. Smith)		*Kapala* sp.	Lachaud; Perez-Lachaud, 2001
	Gnamptogenys tortuolosa (F. Smith)		*Kapala* sp.	Lachaud et al., 2012
	Rhytidoponera chalybaea Emery		*Chalcura* sp. nr. *Polita* (Girault)	Heraty, 2002
	Rhytidoponera metallica (F. Smith)		*Tricoryna minor* (Girault)	Heraty, 2002
	Rhytidoponera metallica (F. Smith)		*Chalcura nigricyanea* (Girault)	Heraty, 2002
	Rhytidoponera metallica (F. Smith)		*Chalcura polita* (Girault)	Heraty, 2002
	Rhytidoponera sp.		*Tricoryna ectatommae* Girault	Girault, 1915
	Rhytidoponera sp.		*Tricoryna iello* (Walker)	Heraty, 2002
	Rhytidoponera victoriae (André)		*Tricoryna minor* (Girault)	Heraty, 2002
	Rhytidoponera violacea (Forel)		*Tricoryna* sp. nr. *alcicornis* (Boucek)	Heraty, 2002
	Rhytidoponera metallica var. *critulata* (Smith, 1858)		*Tricoryna chalcoponerae* Brues	Brues, 1934
Ponerinae	*Diacamma scalpratum* (F. Smith)		*Schizaspidia diacammae* Heraty et al.	Peeters et al. 2015
	Dinoponera lucida Emery		*Kapala* sp.	Buys, 2010
	Hypoponera nitidula (Emery)		*Kapala* sp.	Mora; Philpott, 2010
	Hypoponera sp.		*Neolosbanus gemma* (Girault)	Heraty, 1994
	Hypoponera sp.		*Neolosbanus palgravei* (Girault)	Heraty, 1994
	Neoponera apicalis (Latr.)		*Kapala* sp.	Lachaud; Perez-Lachaud, 2001
	Odontomachus bauri Emery		*Kapala* sp.	Heraty, 2002
	Odontomachus brunneus (Patton)		*Kapala* sp.	Lachaud; Perez-Lachaud, 2001
	Odontomachus chelifer (Latreille)		*Latina rugosa* (Torréns et al.)	Torréns, 2013
	Odontomachus haematodus (L.)		*Chalcura deprivata* (Walker)	Gahan, 1940
	Odontomachus haematodus (L.)		*Schizaspidia convergens* (Walker)	Gahan, 1940
	Odontomachus hastatus (Fabr.)		*Kapala* sp.	Heraty, 2002
	Odontomachus insularis Guérin-Méneville		*Kapala terminalis* Ashmead	Clausen, 1941
	Odontomachus insularis Guérin-Méneville		*Kapala* sp.	Clausen, 1941
	Odontomachus laticeps Roger		*Kapala* sp.	Lachaud; Perez-Lachaud, 2001
	Odontomachus mayi Mann		*Kapala* sp.	Lachaud et al., 2012
	Odontomachus meinerti Forel		*Kapala* sp.	Mora; Philpott, 2010
	Odontomachus opaciventris Forel		*Kapala* sp.	Lachaud; Perez-Lachaud, 2001
	Odontomachus rixosus F. Smith		*Schizaspidia nasua* (Walker)	Heraty, 2002
	Odontomachus ruficeps F. Smith		*Chalcura affinis* (Bingham)	Dodd, 1906
	Odontomachus sp.		*Chalcuroides versicolor* Girault	Girault, 1913; Boucek, 1988
	Odontomachus troglodytes Santschi		*Ancylotropus* sp.	Heraty, 2002
	Pachycondyla crassinoda (Latr.)		*Kapala cuprea* Cameron	Myers, 1931
	Pachycondyla harpax (Fabr.)		*Kapala atrata* (Walker)	Heraty, 2002
	Pachycondyla harpax (Fabr.)		*Kapala* sp.	Mora; Philpott, 2010
	Pseudoponera stigma (Fabr.)		*Kapala iridicolor* (Cameron)	Pérez-Lachaud et al., 2006a
	Pseudoponera stigma (Fabr.)		*Kapala* sp.	Mora; Philpott, 2010
	Neoponera verenae (Forel)		*Kapala* sp.	Lachaud et al., 2012
Ponerinae		Perilampidae		
	Neoponera luteola (Roger)		Unidentified sp.	Davidson; Fisher, 1991

Parasitas sociais de formigas

Apesar da grande capacidade de organização social de todas as espécies de formigas, muitas vezes elas podem comportar-se como parasitas sociais. Este comportamento é descrito como casos onde espécies sociais se desenvolvem à custa de outra espécie social e de vida livre (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; TINAUT; RUANO, 1999; BUSCHINGER, 2009).

O parasitismo social tem sido relatado em pelo menos quatro subfamílias: Dolichoderinae, Myrmicinae, Formicinae e Pseudomyrmecinae (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990); e no ano de 2005, Hora et al. observaram esse comportamento em uma quinta subfamília, as Ectatomminae, sendo este o primeiro caso registrado de uma poneromorfa parasita sociai.

Entre essas subfamílias existem várias modalidades conhecidas de parasitismo social, mas como as espécies nunca vão se comportar exatamente da mesma maneira, torna-se difícil sintetizar todas as modalidades conhecidas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; TINAUT; RUANO, 1999;). No entanto, é possível distinguir dois comportamentos principais entre as formigas: *sociedades compostas* e *sociedades mistas* (*sensu* TINAUT; RUANO, 1999).

Nas *sociedades compostas*, duas ou mais espécies vivem muito próximas uma da outra, em alguns casos, usando juntas as mesmas galerias de um ninho (WASMANN, 1891 apud HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Este tipo de relação ecológica abrange diferentes tipos de parasitismo, ocasional ou regular, onde as duas espécies podem roubar recursos alimentares (cleptobiose), predar larvas/pupas (lestobiose) e compartilhar ninhos, mas mantendo ninhadas separadas (parabiose) (BUSCHINGER, 2009). Existem alguns estudos que relatam formicídeos que mantêm este tipo de associação com poneromorfas. *Polyrhachis loweryi* Kohout, por exemplo, foi observada no ninho de *Rhytidoponera* sp. em Queensland, Austrália (MASCHWITZ et al., 2003). Esta associação não parece ser obrigatória, pois em situação experimental, operárias de *P. loweryi* foram capazes de coletar alimentos e distribuí-los entre indivíduos coespecíficos via trofalaxia (MASCHWITZ et al., 2003). Outros exemplos de trabalhos que relatam comportamentos desse tipo são Richard et al. (2004) e Wheeler (1986), que documentam associações entre *Crematogaster* spp. e *Ectatomma* spp.; e Kaufmann et al. (2003), que registram *Strumigenys* sp. habitando ninhos de *Diacamma* sp.

As *sociedades mistas* tratam de associações onde a prole de duas ou mais espécies está junta e as operárias da espécie hospedeiras tomam conta, pelo menos temporariamente, da prole da espécie parasita (WASMANN, 1891 apud HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Compreende os parasitas temporários, os tomadores de escravos e os inquilinos, o que parece ser o caso da espécie *Ectatomma parasiticum* Feitosa & Fresnau, 2008 (FEITOSA et al., 2008). Esta espécie foi encontrada em colônias de *Ectatomma tuberculatum* (Olivier), em Apazapan, estado de Veracruz, México. Inicialmente,as observações de Hora et al. (2001; 2005a; 2005b) sugeriram que certas microginas presentes nas colônias de *E. tuberculatum* representavam rainhas de uma outra espécie que seria um parasita social. Estudos taxonômicos, comportamentais e genéticos confirmaram essa hipótese (HORA et al., 2005a; FEITOSA et al., 2008). Tais parasitas sociais parecem desestabilizar a colônia, mas não matam a rainha da colônia hospedeira.

Por outro lado, as formigas poneromorfas também podem travar este tipo de *sociedade mista* com outras subfamílias não proximamente aparentadas. Maschwitz et al. (2000; 2003) documentaram o parasitismo de *Polyrhachis lama* Kohout em colônias de *Diacamma* sp. Tal observação foi feita em Java (Indonésia) e os autores notaram que eram as operárias da colônia hospedeira que assumiam, pelo menos em parte, o cuidado com a prole do parasita. Os dados levantados neste trabalho não revelam qualquer prejuízo das colônias hospedeiras de *Diacamma* e embora não tenha sido testada a habilidade de *P. lama* em sobreviver e cuidar de sua prole por conta própria, os autores concluem que esta espécie é um parasita obrigatório e permanente de outras espécies de formigas (MASCHWITZ et al., 2000).

Ainda não está claro como as espécies parasitas conseguem burlar a segurança das colônias para roubar recursos ou se integrar às colônias hospedeiras, mas algumas hipóteses são levantadas pelos especialistas que têm analisado esta face do comportamento dos formicídeos. No caso das colônias de *E. tuberculatum*, talvez o fato de as colônias serem relativamente abertas e com um sistema de reconhecimento relativamente fraco favoreça a intrusão de parasitas sociais (HÖLLDOBLER; WILSON 1990; FÉNÉRON et al., 1999; HORA et al., 2005b). O mimetismo químico também pode

ocorrer: a autolimpeza das parasitas foi um comportamento frequentemente observado por Hora et al. (2005a), favorecendo a mistura de hidrocarbonetos de parasitas e hospedeiros (D'ETTORRE et al., 2002 apud HORA et al., 2005a).

No entanto, foi notado que as parasitas foram atacadas ocasionalmente por operárias, sugerindo que estas são capazes de discriminar as rainhas parasitas e as de *E. tuberculatum* (HORA et al., 2005a). Esse comportamento também foi observado entre as Ectatomminae *Rhytidoponera* sp., onde ataques "brandos" às hospedeiras *P. loweryi* demonstram que o mimetismo químico pode não ser tão eficiente nessa espécie (MASCHWITZ et al., 2003). Esta baixa agressividade ou a dificuldade em reconhecer os intrusos no ninho são vistas como os mais importantes pré-requisitos para a eventual formação deste tipo de associação. Se isso é uma questão de mimetismo químico dos parasitas, ou se as espécies hospedeiras em geral são tolerantes aos intrusos, permanecem uma questão aberta (MASCHWITZ et al., 2000; 2003).

Diversidade e biologia dos outros inimigos naturais de formigas poneromorfas

Fungos

São conhecidas aproximadamente 99 mil espécies de fungos (KIRK et al., 2008) e entre eles estão os fungos entomopatogênicos que infectam os insetos: são cerca de 700 espécies distribuídas em 90 gêneros (ROBERTS; HUMBER, 1981). Em relação aos insetos sociais, os estudos publicados até o momento relatam cerca de 60 gêneros que os atacam e destes 25 são patógenos de formigas. Para as formigas poneromorfas, os gêneros *Beauveria* (Bals.) Vuill, *Cordyceps* L., *Hirsutella* Pat. e *Laboulbenia* Mont.; C.P. Robin são conhecidos como seus parasitas (SCHMID-HEMPEL, 1998).

Platyhelminthes

Os platelmintos mais derivados são os Neodermata. Estes apresentam a faringe bulbosa e sugadora do ancestral turbelário de vida livre, mas também característica que os permitem a vida parasítica, como a capacidade de reposição parcial ou completa da epiderme celular por uma nova camada sincicial não celular, chamada de neoderme.

Dentre os Neodermata, estão os Cestoda, que possuem 3.400 espécies, sendo todos parasitos finais no trato digestivo de vertebrados (RUPERT et al. 2005). As formigas são hospedeiros intermediários desses parasitos, sendo o cisticerco estágio de desenvolvimento encontrado nelas. Infectadas por esses parasitos, as formigas ficam insaciáveis e com isso sofrem modificação morfológica de extensão do gáster, e mudança de cor (geralmente ficando de marrom escuro à tons amarelados). Por fim, ficam mais lentas e visíveis para os hospedeiros finais, que são algumas aves da família Phasianidae, como pavões, faisões (gêneros *Pavo* L. e *Afropavo* L.) e perus (gênero *Meleagris* L.) (SCHMID-HEMPEL, 1998).

São conhecidos sete gêneros e cerca de 20 espécies de Cestoda que parasitam formigas. *Raillietina tetragona* Molin já foi encontrada parasitando 32 espécies de Formicidae, com cerca de 1-20 cisticercos por formiga. Essa mesma espécie foi reportada parasitando os gêneros *Euponera* Forel e *Brachyponera* Emery (SCHMID-HEMPEL, 1998).

Nemata

O Filo Nemata ou Nematoda compreende seres blastocelomados, sem segmentação, que são geralmente circulares em seção transversal, com corpos delgados. Existem aproximadamente 25 mil espécies descritas, mas estima-se que existam muito mais (RUPERT et al., 2005; BRUSCA; BRUSCA, 2007). Apesar de serem encontrados em diversos nichos, como generalistas de vida livre, existem aqueles que são parasitas, ocorrendo desta última forma em quase todos os grupos de plantas e animais (BRUSCA; BRUSCA, 2007).

Como parasitas de artrópodes estão, entre outros, os nematódeos da família Mermithidae. Os indivíduos dessa família atacam variadas espécies de aranhas, crustáceos e insetos – destes últimos são capazes de parasitar pelo menos 15 ordens diferentes.

O parasitismo dessa família de nematódeos é geralmente fatal ao hospedeiro. Eles entram em seus corpos em forma de larva e se alimentam de hemolinfa em suas cavidades corporais, passando por várias ecdises, crescendo e atingindo tamanhos que normalmente vão de 0,5 mm a 10 mm (no entanto, já foram encontrados mermitídeos de 20 a 50 cm de comprimento em insetos) (NICKLE, 1972).

Ao serem parasitadas pelos nematoides, as formigas mudam seu comportamento, apresentando fototropismo negativo e um permanente estágio de apetência (BEDDING, 1985). Os mermitídios já foram reportados parasitando as formigas poneromorfas das espécies: *Ectatomma tuberculatum* (Olivier), *Odontomachus chelifer* (Latr.), *Odontomachus haematodus* (L.)

Paraponera clavata (Fab.), *Pachycondyla fuscoatra* (Roger), *Neoponera inversa* (F. Smith), *Pachycondyla striata* (F. Smith), *Ectatomma ruidum* Roger e *Odontomachus hastatus* (Fab.) (POINAR et al. 2006). Por seu difícil reconhecimento taxonômico, apenas os parasitas de *E. ruidum* e *O. hastatus* foram identificados, respectivamente *Meximermis ectatommi* Poinar e *Agamomermis costaricensis* Poinar (POINAR et al. 2006)

Considerações finais

Através de uma série de comportamentos complexos e adaptações morfológicas e químicas, os inimigos naturais das formigas conseguem contornar os mecanismos de defesa das colônias e atacar as larvas, pupas e adultos. Esses comportamentos e adaptações são muito complexos e até o momento, ainda não foram completamente elucidados. Sendo assim, percebe-se a necessidade de estudos no que tange à biologia das interações entre os organismos e as formigas poneromorfas. Essas associações reúnem e incrementam grande parte do conhecimento acerca de quais são os mecanismos que possibilitam que elas ocorram, podendo levantar questões sobre a evolução conjunta desses seres e seus aspectos biológicos e comportamentais. Em alguns casos, tais conhecimentos podem ser aplicados, por exemplo, em programas de controle biológico, medida muito usada atualmente, ocupando posição de destaque em programas de Manejo Integrado de Pragas (MIP), seja como responsável pela manutenção do nível de equilíbrio de insetos vistos como pragas, seja como importante medida de controle.

Agradecimentos

Agradecemos à coleção entomológica da Universidade Federal do Espirito Santo por ceder o material para que as fotos de Chalcidoidea pudessem ser feitas. Este trabalho teve suporte do programa PRONEX , projeto SECTI-FAPESB/CNPq PNX 001/2009.

Referências

ADAMS, R.M.; LONGINO, J.T.: Nesting biology of the arboreal fungus-growing ant *Cyphomyrmex cornutus* and behavioral interactions with the social-parasitic ant *Megalomyrmex mondabora*. **Insectes Sociaux,** v. 54, 136-143, 2007.

ALONSO, L.E.; AGOSTI, D. Biodiversity Studies, Monitoring, and Ants: An Overview. In: AGOSTI, D. MAJER, J. D., ALONSO, L. E., SCHULTZ, T. R. **Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity**. Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press, 2000. p. 1-8.

AMENT, D. C.; PEREIRA, T. P. L. Phoridae. **Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil**. Em preparação.

AMORIM, D. S. Neotropical Diptera diversity: richness, pattems, and perspectives, p. 7 1 -97. In: PAPE T., BICKEL D., MEIER R., **Diptera Diversity**: status, challenges and tools. Koninklijke Brill NV, Leiden. 2009. p. 459.

AUSTIN, A.D.; DOWTON, M. **Hymenoptera**: **Evolution, biodiversity and biological control**. CSIRO Publishing. 2000. p. 468.

BEDDING, R. A. Nematode parasites of Hymenoptera. In: **Plant and Insect Nematodes** NICKLE, W.R. (Editor). Marcel Dekker, New York. 1984. pp. 755-795.

BOER, P.; NOORDIJK, J: *Myrmica schenckioides* nov. sp., a new socially parasitic ant species (Hym., Formicidae). – **Entomologische Berichten** v. 65, p. 120-123. 2005.

BOUCEK, Z. **Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). A Biosystematic Revision of Genera of Fourteen Families, with a Reclassification of Species**. CAB International, Wallingford, UK, 1988.

BROTHERS D. J.; FINNAMORE A. T.; FERNÁNDEZ F. Superfamilia Vespoidea. In: FERNÁNDEZ, F.; SHARKEY M. J. (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 2006, p. 505-514.

BROTHERS, D. J.; FINNAMORE, A. T. Superfamilia Vespoidea. In: GOULET, H; HUBER, J. T. **Hymenoptera of the World: an Identification Guide to Families**. Agriculture Canada. 1993. p. 161–177.

BROWN, B. V. Life history, immature stages and undescribed male of *Rhynchomicropteron* (Diptera: Phoridae**). Journal of Natural History**, v. 26, n. 2, p. 407-416, 1992.

BROWN, B.V. **Manual of Central American Diptera:** Volume 1. NRC, Research Press, Ottawa, Ontario, Canada. 714 p. 2009.

BROWN B. V.; FEENER, D. H. JR. Behavior and host location cues of *Apocephalus paraponerae* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). **Biotropica** v. 23, p. 182–87, 1991.

BROWN B.; KUNG G.; PORRAS W. A new type of ant-decapitation in the Phoridae (Insecta: Diptera). **Biodiversity Data Journal 3**: e4299. doi: 10.3897/BDJ.3.e4299. 2015.

BRUES, C. T. Some new eucharidid parasites of Australian Ants. **Bulletin of the Brooklyn Entomological Society**, v. 29, p. 201–207. 1934.

BRUSCA, R. C.; BRUSCA, G. J. **Invertebrados**. 2a.ed., Ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 2007. 968 p.

BUSCHINGER, A. Social parasitism among ants: a review (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News.** v. 12. p. 219-235. 2009.

BUYS, S. C.; CASSARO, R.; SALOMON, D. Biological observations on *Kapala* Cameron 1884 (Hymenoptera Eucharitidae) in parasitic association with *Dinoponera lucida* Emery 1901(Hymenoptera Formicidae) in Brazil. **Tropical Zoology**, v. 23, no. 1, p. 29–34, 2010.

CAMPIOLO, S.; DELABIE, J. H. C. *Dinoponera lucida* Emery. In: Machado, A. B. M., Drummond, G. M.; Paglia, A. P. (Eds.) **Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção**. 1st Ed., Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente; Belo Horizonte, MG: Fundação Biodiversitas. p. 388-389. 2008.

CARVALHO, C. J. B.; RAFAEL, J. A.; COURI, M. S.; SILVA, V. C. Diptera. In: RAFAEL JA, MELO GAR, CARVALHO CJB, CASARI SA, CONSTANTINO R (editores), **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia.** Ribeirão Preto, Holos Editora, 2012. p. 407-422.

CLAUSEN C.P. The biology of *Schizaspidia tenuicornis* Ashm., a eucharid parasite of *Camponotus*. **Annals of the Entomological Society of America**.16, 195 –219. 1923.

CLAUSEN, C. P. The habits of the Eucharidae. **Psyche: A Journal of Entomology** v. 48, p. 57–69. 1941.

CLAUSEN, C. P. The oviposition habits of the Eucharidae (Hymenoptera**). Journal of the Washington Academy of Sciences,** v. 30, n. 12, p. 504–516. 1940.

CNC - Canadian National Collection of Insects. Arachnids and Nematodes. http://www.canacoll.org, Acesso em 13 de junho de 2014.

COOK O. F. The social organization and breeding habits of the cotton-protecting Kelep of Guatemala. **Technical Series**, United States Department of Agriculture, n. 10. p. 1–55. 1905.

DALMOLIN A.; MELO G.A.R.; PERIOTO N.W. Novas espécies de *Prodecatoma* (Hymenoptera, Eurytomidae) associadas a galhas em frutos de duas espécies de *Psidium* L. (Myrtaceae), com comentários sobre *Prodecatoma spermophaga* Costa-Lima. 2004. **Revista Brasileira de Entomologia**, 48: 519-528. 2004.

DARLING D. C. The life history and larval morphology of *Aperilampus* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Philomidinae), with a discussion of the phylogenetic affinities of the Philominiidae. **Systematic Entomology**, 17: 331–339. doi: 10.1111/j.1365-3113.1992.tb00554.x. 1992.

DARLING, D. C. Life history and immature stages of *Steffanolampus salicetum* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Perilampidae). **Proceedings of the Entomological Society of Ontario,** 130: 3–14. 1999.

DARLING, D. C. Familia Perilampidae. In: FERNÁNDEZ, F.; SHARKEY M.J.(eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá: 2006. p. 37-56.

DARLING D. C.; MILLER T. D. Life history and larval morphology of *Chrysolampus* (Hymenoptera: Chalcidoidea: Chrysolampinae) in western North America. **Canadian Journal of Zoology** 69: 2168–2177. doi: 10.1139/z91-30. 1991.

DARLING D. C.; ROBERTS H. Life history and larval morphology of Monacon (Hymenoptera: Perilampidae), parasitoids of ambrosia beetles (Coleoptera: Platypodidae). **Canadian Journal of Zoology.** 77: 1768–1782. 1999

DAVIDSON, D. W.; FISHER, B. F. Symbiosis of ants with *Cecropia* a function of light regime. In **Ant-Plant Interactions**, Huxley C. R.; Cutler D. F. (Eds.), Oxford University Press, Oxford, UK. 1991. p. 289–309.

DISNEY, R. H. U. Two new species and a revised key to *Rhynchomicropteron* (Diptera, Phoridae), **Entomologica Fennica**, 1, 21-24. 1990.

DISNEY, R. H. L. A new species of *Rhynchomicropteron* (Dipt., Phoridae) from Nepal. **Entomologist's Monthly Magazine**, 127, 119-121. 1991.

DISNEY, R.H.L. **Scuttle flies: the Phoridae**. Chapman and Hall, London, 1994. p. 467.

DISNEY, R. H. L.; SCHROTH, M. Observations on *Megaselia persecutrix* Schmitz (Diptera: Phoridae) and the significance of ommatidial size-differentiation. **Entomologist's Monthly Magazine**, v. 124, n. 1500, p. 169-174, 1989.

DISNEY, R. H. L.; BRAGANÇA, M.AL; TEIXEIRA, M. C. New Species of Scuttle Flies (Diptera: Phoridae) Associated with a Ponerine Ant (Hymenoptera: Formicidae) in Brazil. **Sociobiology**, v. 62, n. 1, p. 124-127, 2015.

FEITOSA, R. M.; HORA, R. R.; DELABIE, J. H. C.; VALENZUELA, J.; FRESNEAU, D. A new social parasite in the ant genus *Ectatomma* F. Smith (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae). **Zootaxa** 1713: 47–52. 2008.

FÉNÉRON R.; NOWBAHARI E.; DUTROU F. Reconnaissance intercoloniale et niveau d'agression chez la fourmi ponérine, *Ectatomma tuberculum*. **Actes des Colloques Insectes Sociaux** 12:33–36. 1999.

FERNÁNDEZ, F. Filogenia y sistemática de los himenópteros con aguijón en la Región Neotropical (Hymenoptera: Vespomorpha), In: COSTA, C., S. ;A. VANIN; J. M. LOBO; A. MELIC (eds.). **Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática**. Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, España. 2002. Vol. 2. p. 101-138.

GAHAN, A. B. A contribution to the knowledge of the Eucharidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Proceedings of the United States National Museum**, vol. 88, p. 425–458. 1940.

GAULD, I.; BOLTON, B. **The Hymenoptera**. British Museum (Natural History), London. Oxford. 1988**.** p. 332.

GIBSON, G. A. P. In: Goulet, H; Huber, J. T. Hymenoptera of the World: an identification guide to families. **Agriculture Canada**. p. 570 – 634. 1993.

GIBSON, G. A. P. Superfamilia Chalcidoidea. En: Fernández, F. y M:J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá: 37-56. 2006.

GIBSON, G. A. P.; HERATY J. M. Y.; WOOLLEY, J. B. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidea -A review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). **Zoologica Scripta**, 28:87-124. 1999.

GIRAULT, A. A. New genera and species of chalcidoid Hymenoptera in the South Australian Museum. **Transactions of the Royal Society of South Australia**, vol. 37, p. 67–115. 1913.

GIRAULT, A. A. Australian Hymenoptera Chalcidoidea–X. **Memoirs of the Queensland Museum**, vol. 4, p. 225–237. 1915.

GODFRAY H. C. J. **Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology.** Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 1994. p. 475.

GOULET, H; HUBER, J. T. **Hymenoptera of the World: an identification guide to families**. Agriculture Canada. 1993. p. 668.

GRIMALDI, D.; ENGEL, M. S. **Evolution of the Insects**. Cambridge University Press. ISBN 0-521-82149-5. 2005. p. 733.

GRISSELL, E. E.; SCHAUFF M. E.. Chapter 3. Chalcidoidea. In GIBSON, G.A.P., HUBER J.T., WOOLLEY J.B. (eds)**. Annotated Keys to the Genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)**. National Research Council of Canada Research Press, Ottawa, Canada. 1997. p. 45-116.

GUERRIERI, E.; NOYES J. S. Revision of European species of genus *Metaphycus* Mercet (Hymenoptera: Chalcidoidea: Encyrtidae), parasitoids of scale insects. **Systematic Entomology** 25: 147-222, 2000.

HERATY J. M. The genus *Dilocantha* (Hymenoptera: Eucharitidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington,** vol. 100, no. 1, p. 72–87. 1998.

HERATY, J. Familia Eucharitidae. In: HANSON, P.Y.; GAULD, I.D. **Hymenoptera de la Región Neotropical.** Mem. Amer. Entomol. Institute, Gainesville. 2006.

HERATY J. (2012). **Catalog of World Eucharitidae**. University of California, Riverside. 108 pp. Disponivel em: <http://hymenoptera.ucr.edu/eucharitidae>. Acesso em: 09 de junho de 2014.

HERATY J. M.; MURRAY E. The life history of *Pseudometagea schwarzii*, with a discussion of the evolution of endoparasitism and koinobiosis in Eucharitidae and Perilampidae (Chalcidoidea). **Journal of Hymenoptera Research**. 35: 1–15. doi: 10.3897/JHR.35.6025. 2013.

HERATY, J. M.; BURKS, R. A.; CRUAUD, A.; GIBSON, G. A. P.; LILJEBLAD, J.; MUNRO, J.; RASPLUS, J.-Y.; DELVARE, G.; JANŠTA, P.; GUMOVSKY, A.; HUBER, J.; WOOLLEY, J. B.; KROGMANN, L.; HEYDON, S.; POLASZEK, A.; SCHMIDT, S.; DARLING, D. C.; GATES, M. W.; MOTTERN, J.; MURRAY, E.; DAL MOLIN, A.; TRIAPITSYN, S.; BAUR, H.; PINTO, J. D.; VAN NOORT, S.; GEORGE, J.; YODER, M.; A phylogenetic analysis of the megadiverse Chalcidoidea (Hymenoptera). **Cladistics**, 29: 466–542. doi: 10.1111/cla.12006. 2012.

HERATY, J. M. The genus *Dilocantha* (Hymenoptera: Eucharitidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington.** 100: 72-87. 1998.

HERATY, J. M. A revision of the genera of Eucharitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) of the world. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v.68, p. 1–367. 2002.

HERATY, J. M.; BARBER, K. N. Biology of *Obeza floridana* (Ashmead) and *Pseudochalcura gibbosa* (Provancher) (Hymenoptera: Eucharitidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington,** v. 92, n. 2, p. 248–258. 1990.

HERATY, J.; HAWKS, D.; KOSTECKI, J. S.; CARMICHAEL, A. Phylogeny and behaviour of the Gollumiellinae, a new subfamily of the ant-parasitic Eucharitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Systematic Entomology**. Volume 29, Issue 4, pages 544–559. 2004.

HERATY, J. M. A revision of the genera of Eucharitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) of the World. **Memoirs of the American Entomological Society**, 68, 1–359. 2002.

HERATY, J. M. Classification and evolution of the Oraseminae in the Old World, with revisions of two closely related genera of Eucharitinae (Hymenoptera: Eucharitidae). **Life Sciences Contributions**, Royal Ontario Museum, 157, 1–174 .1994.

HERATY, J. M.; DARLING, D. C**.** Comparative morphology of the planidial larvae of Eucharitidae and Perilampidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Systematic Entomology** 9(3): 309-328. 1984.

HOL - HYMENOPTERA ONLINE http://hol.osu.edu. Acesso em 21 de maio de 2014.

HÖLLDOBLER, B.; E.O. WILSON. **The Ants**. Cambridge, Belknap/Harvard University Press,. 1990. p. 732.

HORA, R. R.; FÉNERÓN, R.; VALENZUELA, J.; FAVILA, M. E.; FRESNEAU, D. Queen-size dimorphism in the ant *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Sociobiology**, 38, 407–420. 2001.

HORA, R. R.; VILELA, E.; FÉNERÓN, R.; PEZON, A.; FRESNEAU, D.; DELABIE J. Facultative polygyny in *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae: Ectatomminae**)**. **Insectes Sociaux**, 52: 194–200, 2005a.

HORA, R. R.; DOUMS, C.; POTEAUX, C.; FÉNERÓN, R.; VALENZUELA, J.; HEINZE, J.; FRESNEAU, D. Small queens in the ant *Ectatomma tuberculatum*: a new case of social parasitism. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 59, 285–292, 2005b.

HOWARD, R. W.; PEREZ-LACHAUD, G.; LACHAUD, J.-P. Cuticular hydrocarbons of *Kapala sulcifacies* (Hymenoptera:Eucharitidae) and its host, the ponerine ant *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 94, n. 5, p. 707–716, 2001.

JOHNSON, D. W. Eucharitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea): Biology and Potential for Biological Control. **The Florida Entomologist**, v. 71, n. 4, p. 528-537, 1988.

KAUFMANN, E.; MALSCH, A. K. F.; ERLE, M.; MASCHWITZ, U. Compound nesting of *Strumigenys* sp. (Myrmicinae) and *Diacamma* sp. (Ponerinae), and other nesting symbioses of myrmicine and ponerine ants in Southeast Asia. **Insectes Sociaux,** 50(1), 88-97. 2003.

KIRK, P. M.; CANNON, P. F.; DAVID, J. C.; STALPERS, J. A. Ainsworth and Bisby´s **Dictionary of the Fungi**. 10th ed. CABI. Wallingford. 2008.

KISTNER, D. H. The social insects' bestiary. **Social Insects**, 3, 1-244. 1982.

LACHAUD, J.-P.; PÉREZ-LACHAUD, G. Ectaheteromorph ants also host highly diverse parasitic communities: a review of parasitoids of the Neotropical genus *Ectatomm*a. **Insectes Sociaux**. 2015. 1-12. 2015. doi: 10.1007/s00040-015-0390-x.

LACHAUD J.-P.; PEREZ-LACHAUD, G. Fourmis ponerines associees aux parasitoides du genre *Kapala* Cameron (Hymenoptera, Eucharitidae). **Actes des Colloques Insectes Sociaux**, v. 14, p. 101–105. 2001.

LACHAUD J. P.; CERDAN, P.; PEREZ-LACHAUD G. Poneromorph ants associated with parasitoid wasps of the genus *Kapala* Cameron (Hymenoptera: Eucharitidae) in French Guiana, **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 2012, Article ID 393486. 2012.

LACHAUD J.-P.; PÉREZ-LACHAUD G. Diversity of species and behavior of Hymenopteran parasitoids of ants: a review. **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 2012, p. 1–24. (doi: 10. 1155/2012/134746). 2012.

LACHAUD, J.-P.; PEREZ-LACHAUD, G.; HERATY, J. M. "Parasites associated with the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera: Formicidae): First host record for the genus *Dilocantha* (Hymenoptera: Eucharitidae), **The Florida Entomologist,** v. 81, . 4, p. 570–574, 1998.

LAING, J.E.; HERATY, J.M. The parasite complex of the overwintering population of *Epiblema scudderiana* (Lepidoptera: Olethreutidae) in southern Ontario. **Proceedings of the Entomological Society of Ontario,** 112:59-67. 1981.

MAIA, V. C.; TAVARES, M. T. *Cordiamyia globosa* Maia (Diptera, Cecidomyiidae), flutuação populacional e parasitoides (Hymenoptera) associados. **Revista Brasileira de Zoologia**. v. 17, n. 3, p. 589-593. 2000. doi: 10.1590/S0101-81752000000300004.

MASCHWITZ, U.; DOROW, W. H. O.; BUSCHINGER, A.; KALYTTA, G. Social parasitism involving ants of different subfamilies: *Polyrhachis lama* (Formicinae) an obligatory inquiline of *Diacamma* sp. (Ponerinae) in Java. **Insectes Sociaux,** 47:27–35. 2000.

MASCHWITZ U, SCHÖNEGGE P. Fliegen als Beute- und Bruträuber bei Ameisen. **Insects Sociaux**, 27:1–4. 1980.

MASCHWITZ, U.; GO, C.; DOROW, W. H. O; BUSCHINGER, A; KOHOUT, R. J. *Polyrhachis loweryi* (Formicidae): A guest ant parasiting *Rhytidoponera* sp. (Ponerinae) in Queensland, Australia**. Insectes Sociaux**, 50:69–76. 2003.

MASON, W. R. M.; HUBER J. T.; FERNÁNDEZ. F. El orden Hymenoptera. In: FERNÁNDEZ, F.; SHARKEY M:J (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 2006. p. 505–514.

MORA, A. DE LA; PHILPOTT, S. M. Wood-nesting ants and their parasites in forests and coffee agroecosystems. **Environmental Entomology**, v. 39, n. 5, p. 1473–1481. 2010.

MUNRO, J. B.; HERATY, J.; BURKS, R. A.; HAWKS, D.; MOTTERN, J. L.; CRUAUD, A.; RASPLUS, J.-Y.; JANSTA, P. A molecular phylogeny of the Chalcidoidea (Hymenoptera). **PLoS One** 6, e27023. 2011.

MURRAY, E. A.; CARMICHAEL, A. E.; HERATY, J. M. Ancient host shifts followed by host conservatism in a group of ant parasitoids. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1759, p. 20130495, 2013.

MYERS, J. G. Descriptions and records of parasitic Hymenoptera from British Guiana and the West Indies. **Bulletin of Entomological Research**, v. 22, p. 267–277. 1931.

NARDI, C.; GUERRA, T. M.; ORTH, A. I.; TAVARES, M. T. Himenópteros parasitoides associados a pupas de *Methona themisto* (Lepidoptera, Nymphalidae) em Florianópolis, Santa Catarina, Brasil. **Iheringia, Série Zoologia**. v.96, n.3, p. 373-375. 2006 doi: 10.1590/S0073-47212006000300014.

NICKLE, W. R. A contribution to our knowledge of the Mermithidae (Nematoda). **Journal of Nematology**, v. 4, n. 2, p. 113, 1972.

NIEVES-ALDREY, J. L.; FONTAL-CAZALLA, F. Y FERNÁNDEZ, Filogenia y Evolución de Hymenoptera. In: FERNÁNDEZ, F.; SHARKEY M:J. (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá: 2006. p. 37-56.

NOYES J. S.; HAYAT Y. M. **Oriental Mealybug Parasitoids of the Anagyrini (Hymenoptera: Encyrtidae).** CAB International, Oxon, UK.1994. p. 554.

NOYES, J. S. Encyrtidae of Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea), 1. The subfamily Tetracneminae, parasitoids of mealybugs (Homoptera: Pseudococcidae). **Memoirs of the American Entomological Institute**, 62:1-355. 2000.

NOYES, J. S. 2003.Universal Chalcidoidea database. (URL: http://www.nhm.ac.uk/entomology/chalcidoids/index.html). Acesso em 29 de maio de 2013.

NOYES, J. S. Famili Encyrtidae. In: FERNÁNDEZ, F.; SHARKEY M.J. (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia, Bogotá: 2006. p. 727 – 744.

NOYES, J. S.; HANSON, P. E. Familia Encyrtidae. In: HANSON, P.Y.; GAULD, I.D. **Hymenoptera de la Región Neotropical**. Memoirs of the American Entomological Institute, Gainesville. 2006. p. 341-351.

ORR, M.; SEIKE, S.; GILBERT, L. Foraging ecology and patterns of diversification in dipteran parasitoids of fire ants in south Brazil. **Ecological Entomology,** *22*(3), 305-314. 1997.

PASSERA, L.; ARON, S. **Les Fourmis: Comportement, Organisation Sociale et Évolution**. NRC Research Press, 2005. p. 480.

PÉREZ-LACHAUD, G.; LÓPEZ-MÉNDEZA, J. A.; BEUGNONB, G.; WINTERTONC, P.; LACHAUD, J. P. High prevalence but relatively low impact of two eucharitid parasitoids attacking the Neotropical ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). **Biological Control**, v. 52, n. 2, p. 131-139, 2010.

PÉREZ-LACHAUD, G.; HERATY, J. M.; CARMICHAEL, A.; LACHAUD, J. P. Biology and behavior of *Kapala* (Hymenoptera:Eucharitidae) attacking *Ectatomma, Gnamptogenys* and *Pachycondyla* (Formicidae: Ectatomminae and Ponerinae) in Chiapas, Mexico. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 99, n. 3, p. 567–576. 2006a.

PÉREZ-LACHAUD, G.; LÓPEZ-MÉNDEZ J. A.; LACHAUD, J. P. Eucharitid parasitism of the Neotropical ant *Ectatomma tuberculatum*: parasitoid co-occurrence, seasonal variation, and multiparasitism. **Biotropica**, v. 38, n. 4, p. 574–576. 2006b.

PÉREZ-LACHAUD, G.; NOYES, J.; LACHAUD, J.P.. First record of an encyrtid wasp (Hymenoptera: Chalcidoidea) as a true primary parasitoid of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Florida Entomologist**, p. 1066-1076. 2012.

POINAR, JR, GEORGE et al. Recent and fossil nematode parasites (Nematoda: Mermithidae) of Neotropical ants. **Journal of Invertebrate Pathology**, v. 91, n. 1, p. 19-26, 2006.

RICHARD, F.-J., DEJEAN, A.; LACHAUD, J.-P. Sugary food robbing in ants: a case of temporal cleptobiosis. **Comptes Rendus Biologies** 327: 509-517. 2004.

ROBERTS, D. W.; HUMBER, R. A. Entomogenous fungi. **Biology of Conidial Fungi**, v. 2, p. 201-236, 1981.

RODRÍGUEZ, F. A.; SÁIZ, F. G. Parasitoidismo de *Psyllaephagus pilosus* Noyes (Hym.: Encyrtidae) sobre el psílido del eucalipto *Ctenarytaina eucalypti* (Maskell) (Hem.: Psyllidae) en plantaciones de eucaliptos en la V region. **Agric. Téc**. v.66 n.4. p. 342-351 2006. doi: 10.4067/S0365-28072006000400002.

ROGNES, Knut. Revision of the Oriental species of the *Bengalia peuhi* species group (Diptera, Calliphoridae). **Zootaxa**, vol. 2251. p. 1-76. 2009.

RUPPERT, E. E., FOX, R. S.; BARNES, R. D. **Zoologia dos Invertebrados**. 7ª ed., Ed. Roca, São Paulo, 2005. p. 1145

SARMIENTO, F. O. **Dicionario de Ecologia – Paisajes, Conservacion e Desarrolo Sustentable para Latinoamerica**. Editorial Abya-Yala. Ecuador, 2001. 514 p.

SCHMID-HEMPEL, P**. Parasites in Social Insects**. Princeton University Press, 1998. p. 392.

STEGHAUS-KOVAC, S.; DISNEY, R. H. L., A further case of a *Rhynchomicropteron* (Diptera, Phoridae) associated with a ponerine ant (Hymenoptera, Formicidae). **Sociobiology**, 16, 285-287. 1990.

STRAND, M. R. Oviposition Behavior and Progeny Allocation of the Polyembryonic Wasp *Copidosoma floridanum* (Hymenoptera: Encyrtidae). **Journal of lnsect Behavior,** v. 2, n. 3. 1989.

TAYLOR, R. W.; JAISSON, P.; NAUMANN, I. D.; SHATTUCK, S. O. Notes on the biology of Australian bulldog ants (Myrmecia) and their chalcidoid parasites of the genus *Austeucharis Boucek* (Hymenoptera: Formicidae: Myrmeciinae: Eucharitidae: Eucharitinae). **Sociobiology**, v. 23, n. 2, p. 109–114. 1993.

THOMPSON, F. C. The Diptera site. The biosystematics database of world Diptera. Nomenclator status statistics. Version 1 0.5. <http://www.sel.barc.usda.gov/diptera/ names/ Statuslbdwdstat.htm >. Acesso: jan/2015. 2008.

TINAUT, A.; RUANO F. Parasitismo Social. **Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa**. 6: 727-740. 1999.

TORRÉNS, J. A Review of the Biology of Eucharitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) from Argentina. **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 2013. doi:10.1155/2013/926572. 2013.

TORRENS, J.; HERATY, J. M. Description of the species of *Dicoelothorax* Ashmead (Chalcidoidea, Eucharitidae) and biology of *D. platycerus* Ashmead. **ZooKeys**. v. 165, p. 33-46. 2012.

TRJAPITZIN, V. A. A review of encyrtid wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea, Encyrtidae) of Macaronesia, **Entomological Review**, v. 88, n. 2, p. 218–232, 2008.

UCD - UNIVERSAL CHALCIDOIDEA DATABASE. **Perilampidae – Biology**. 2004 http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/chalcidoids. Acessado em: 25 de março de 2014.

VANDER MEER, R. K.; JOUVENAZ, D. P.; WOJCIK, D. P. Chemical mimicry in a parasitoid (Hymenoptera: Eucharitidae) of fire ants (Hymenoptera: Formicidae**). Journal of Chemical Ecology**. 15, 2247–2261. 1989

WASMANN, E. **Kritisches Verzeichniss der myrmecophilin und termitophilen Arthropoden**. Felix Dames, Berlin xi . 1894. p. 231.

WHEELER, D. E. *Ectatomma tuberculatum*: Foraging Biology and Association with *Crematogaster* (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 79, . 2, p. 300-303(4). 1986.

WHEELER, W. M. The polymorphism of ants, with an account of some singular abnormalities due to parasitism. **Bulletin of the American Museum of Natural Histor**y, vol. 23, pp. 1–93. 1907.

WHEELER, W. M. **Ants: their Structure, Development and Behavior** (Vol. 9). Columbia University Press. 1910. p. 264.

WILSON, E. O.; HOLLDOBLER, B. The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.** 102(21): 7411 – 7414. 2005.

WILSON, E. O. **The Insect Societies**. Harvard Univ Press, Cambridge, 1971. p. 548.

WOOLLEY, J. B. Chapter 5. Aphelinidae. In: GIBSON, G.A.P., J.T. HUBER, AND J.B. WOOLLEY. **Annotated Keys to the Genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera).** National Research Council of Canada Research Press**,** Ottawa, Canada. 1997. p. 134-150.

ZAPPALÀ, L.; HOY, M. A.; CAVE, R. D. Interactions between the red imported fire ant, the citrus leafminer, and its parasitoid *Ageniaspis citricola* (Hymenoptera: Encyrtidae): Laboratory and field evaluations, **Biocontrol Science and Technology**, 17:4, 353-363, DOI: 10.1080/09583150701213612. 2007.

28

Poneromorfas como indicadoras de impacto pela mineração e de reabilitação após mineração

Ananza Mara Rabello, Antônio César Medeiros de Queiroz, Carla Rodrigues Ribas

Resumo

O impacto ambiental gerado por atividades antrópicas, como a mineração, leva à perda da biodiversidade local, desestruturação das comunidades biológicas e alterações na estrutura e processos do solo, reduzindo a integridade dos ecossistemas. Uma maneira eficiente de medir e monitorar mudanças ambientais é através de bioindicadores como as formigas, as quais têm sido amplamente utilizadas como bioindicadoras de impacto e de reabilitação. Dentre as formigas, as poneromorfas têm se destacado no Brasil como um agrupamento frequentemente documentado como bioindicador de diversos tipos de impactos antrópicos. Diante disso, neste capítulo, analisamos o uso de poneromorfas como indicadoras de impacto pela mineração e de reabilitação após mineração, além de verificar o papel de poneromorfas na função ecológica de remoção de sementes destas áreas. Nós coletamos 16 espécies de poneromorfas epigeicas, entre essas, cinco foram removedoras de sementes. Nenhuma dessas espécies foi coletada nas áreas em mineração. Nós encontramos uma maior riqueza de poneromorfas epigeicas e removedoras de sementes nas áreas não perturbadas do que nas áreas em reabilitação. Essa diferença entre as áreas não perturbadas e agudas em reabilitação também foi detectada na composição de espécies epigeicas. Assim, as formigas poneromorfas epigeicas e removedoras de sementes são altamente afetadas pelo impacto causado pela mineração, comprometendo o equilíbrio ecológico e o bom funcionamento desses ambientes, uma vez que as mesmas ocupam diferentes níveis tróficos que vão desde oportunistas e generalistas a especialistas. Além disso, as diferentes técnicas de reabilitação não foram suficientes para recuperar a riqueza e a composição originais de poneromorfas, mostrando que a reabilitação com espécies exóticas de capim cria um ambiente diferente daquele com vegetação nativa. As formigas poneromorfas epigeicas e removedoras de sementes se mostram como uma importante ferramenta na bioindicação.

RABELLO, Ananza Mara; QUEIROZ, Antônio César Medeiros de; RIBAS, Carla Rodrigues. Poneromorfas como indicadoras de impacto pela mineração e de reabilitação após mineração. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 425-436.

Abstract

Poneromorphs ants as bioindicators of mining and rehabilitation after mining - Environmental impacts caused by anthropic activities, such as mining, can lead to biodiversity loss, disruption of biological communities, alterations in soil structure and reductions in the ecosystem`s integrity. An efficient way to measure and monitor environmental change is through bioindicators such as ants, which have been widely used as bioindicators of mining impacts and rehabilitation. Among ants, the poneromorphs have been highlighted in Brazil as a group that is frequently considered as a bioindicator of several anthropic impacts. In this chapter, we analyse the use of poneromorphs as bioindicators of mining impact and minesite rehabilitation, and verify the role of poneromorphs in the ecological function of seed removal in these areas. We collected 16 epigaeic poneromorph species and, among them, five species were seed-removing types. None of these species were collected in mining areas. We found higher epigaeic and seed-removing poneromorph richness in undisturbed areas than in rehabilitation ones. We also detected such differences between undisturbed and rehabilitated areas in the composition of epigaeic species. Thus, the epigaeic and seed-removing poneromorph ants are highly affected by mining impact, and, since they occupy different trophic levels that range from opportunist and generalist to specialist, contribute to the ecological balance and good functioning of these environments. Furthermore, the various rehabilitation techniques that we investigated were not sufficient for recovering the original poneromorph richness and composition, which indicates that rehabilitation with exotic grasses creates an environment different from the original, native one. It is concluded that epigaeic and seed-removing poneromorph ants are an important tool in bioindication.

Introdução

Atualmente as paisagens tropicais são caracterizadas por mosaicos de habitats naturais como consequência das atividades antrópicas, com intensa exploração dos recursos naturais que causam mudanças drásticas na paisagem (PERFECTO; VANDERMEER, 2008). O impacto ambiental gerado por tais atividades leva à perda da biodiversidade local, desestruturação das comunidades biológicas e alterações na estrutura e processos do solo, reduzindo a integridade dos ecossistemas (MADEIRA, 2009; GARDNER 2010). A magnitude das ameaças aos ambientes naturais tem chamado a atenção da comunidade científica ao desafio de desenvolver habilidades para medir e monitorar o nível desses impactos ambientais (WILSON, 2000; ALONSO, 2010).

A medida e o monitoramento de mudanças ambientais, os quais são difíceis de avaliar diretamente, podem ser feitos com o uso de bioindicadores (MCGEOCH, 1998). Esses organismos são capazes de fornecer um diagnóstico rápido e eficaz sobre as condições do ambiente, com a vantagem de apresentarem baixo custo financeiro para essa tarefa (NIEMI; MC DONALD, 2004; GARDNER, 2010). Sendo assim, os bioindicadores são capazes de fornecer informações objetivas e significativamente importantes para estratégias de conservação.

Invertebrados são amplamente utilizados como bioindicadores por possuírem alta abundância e diversidade, importância ecológica, sensibilidade a variações ambientais e facilidade de amostragem (MCGEOCH, 1998; ANDERSEN et al., 2004; GARDNER, 2010). Somada a tais características, as formigas ainda apresentam ampla distribuição geográfica e são taxonômica e ecologicamente bem conhecidas (PHILPOTT et al., 2010; RIBAS et al., 2012a). Além disso, as formigas desempenham importantes papéis ecológicos em todos os ecossistemas terrestres, tais como: ciclagem de nutrientes (SOUSA-SOUTO et al., 2007), aeração do solo (GABET et al., 2003), predação (PHILPOTT; ARMBRECHT, 2006), controle biológico (SILVA; PERFECTO, 2013) e dispersão de sementes (LEAL et al., 2014).

Por essas razões, as formigas são um grupo proeminentemente usado como uma poderosa ferramenta em estudos sobre impactos ambientais (HOFFMAN, 2010; RIBAS et al., 2012a). Esses

estudos incluem distúrbios por fogo (PARR et al., 2007), agricultura (DOSSANTOS; PERFECTO, 2011), fragmentação (PAOLUCCI et al., 2012), pastagem (VASCONCELOS, 1999), mineração (HOLEC et al., 2006), recuperação após mineração (MAJER, 2007), dentre outros (RIBAS et al., 2012a).

Dentre essas atividades antrópicas, provavelmente a mineração é uma das mais impactantes, pois muda completamente a paisagem resultando em uma drástica alteração do solo e da biota associada (HOLEC; FROUZ, 2005). Hoje, o Brasil é um dos maiores produtores e exportadores de minério de ferro do mundo, e a Companhia Vale do Rio Doce é a maior responsável por essa produção e uma das maiores empresas de mineração mundial (IBRAM, 2011). Com isso, a atividade de mineração tem significativa contribuição na economia brasileira criando um cenário de dicotomia entre o desenvolvimento econômico e a conservação da biodiversidade.

Com o crescimento da mineração no Brasil tornam-se cada vez mais necessários estudos que abordem a manutenção e a recuperação da biodiversidade e o funcionamento de ecossistemas ameaçados por essa atividade. Tais estudos devem conter uma perspectiva de conservação (biodiversidade) e sustentabilidade (funções ecológicas) para mensurar as possíveis perdas de espécies e também a eficácia das reparações realizadas pela empresa.

No Brasil, os trabalhos que utilizaram formigas como bioindicadoras em áreas de mineração buscaram compreender os efeitos do impacto e como ocorre o processo de recuperação da comunidade de formigas em áreas de reabilitação (e.g. MAJER, 1992; MAJER, 1996; DIEHL et al., 2004; PEREIRA et al., 2007; COSTA et al., 2010; PAIS; VARANDA, 2010; RIBAS et al., 2012b), além da resposta à presença de metais pesados (RIBAS et al., 2012c). Tais trabalhos mostraram um efeito negativo na riqueza de espécies de formigas e mudanças na composição frente ao impacto, bem como uma relação positiva entre o tempo de reabilitação e a riqueza de formigas (veja COSTA et al., 2010; PAIS; VARANDA, 2010; RIBAS et al., 2012b). Esses trabalhos realizados no Brasil não avaliaram o impacto da mineração e os esforços de reabilitação pós-mineração sobre o funcionamento do ecossistema, através de funções ecológicas desempenhadas pelas formigas, como por exemplo, a dispersão de sementes (mirmecocoria).

A Mirmecocoria pode ser negativamente afetada pela mineração que provoca mudanças na riqueza e composição de espécies de formigas removedoras de sementes (DOMINGUEZ-HAYDAR; ARMBRECHT, 2011; HENAO-GALLEGO et al., 2012). Isso é preocupante já que as formigas trazem benefícios para as plantas por evitar que as sementes sejam predadas por granívoros (ANDERSEN; MORRISON, 1998). Grant et al. (2007) mostraram que a presença de sementes no solo é essencial para a reabilitação de áreas pós-distúrbio. Assim, tais formigas podem funcionar como importantes agentes no processo de reabilitação tornando-o autossustentável por agir na distribuição e favorecer a germinação de novos indivíduos de espécies de plantas (LOMOV et al., 2009).

Dentre as formigas, as poneromorfas têm se destacado no Brasil como um importante agrupamento removedor de sementes, por possuírem corpo grande e assim carregarem as sementes em distâncias maiores (ALMEIDA et al., 2013; LEAL et al., 2014). Além disso, as poneromorfas têm sido documentadas em outras associações mutualísticas com as plantas, como com nectários extraflorais (PEREIRA et al., 2013). Porém, sua importância ecológica vai além de interações com as plantas, pois as poneromorfas ocupam diferentes níveis tróficos nos ecossistemas, como predadoras generalistas e onívoras (COGNI; OLIVEIRA, 2004; BRANDÃO et al., 2011).

Outro destaque é para o fato de que as poneromorfas frequentemente têm sido documentadas como bioindicadoras de diversos tipos de impactos antrópicos (RIBAS et al., 2012a). No Brasil, impactos causados por pastagem (*Anochetus* e *Odontomachus*), *Eucalyptus* (*Ectatomma*, *Hypoponera*, *Odontomachus* e *Pachycondyla*) e fogo (*Ectatomma* e *Odontomachus*), bem como áreas não perturbadas (*Anochetus*, *Gnamptogenys*, *Odontomachus* e *Pachycondyla*) apresentam formigas poneromorfas como bioindicadoras (MARINHO et al., 2002; RAMOS et al., 2003; DIAS et al., 2008; ENDRINGER et al., 2008; SCHMIDT; DIEHL, 2008; ILHA et al., 2009; BRAGA et al., 2010). No contexto da mineração e reabilitação de áreas pós-mineração, no Brasil, os gêneros *Ectatomma*, *Hypoponera* e *Pachycondyla* aparecem como bioindicadores (DIEHL et al., 2004; PEREIRA et al., 2007; RIBAS et al., 2012 b,c).

Assim, neste trabalho nós avaliamos o uso de poneromorfas como indicadoras de impacto pela mineração e de reabilitação após mineração,

além de verificar o papel de poneromorfas na função ecológica de remoção de sementes destas áreas. Para isso, nós avaliamos os seguintes parâmetros: (1) riqueza e composição de formigas poneromorfas; (2) riqueza e composição de poneromorfas removedoras de sementes; (3) poneromorfas exclusivas de impacto pela mineração e de diferentes tempos de reabilitação após mineração.

Material e Métodos

Área de estudo

Nós realizamos as coletas nos meses de fevereiro e março de 2012 em três unidades da empresa Vale S.A.: Mina do Tamanduá (20°5'17'' S e 43°56'27'' W), Mina Capão Xavier (20°2'47'' S e 43°58'59'' W) e Mina da Mutuca (20°1'43'' S e 43°57'10'' W) localizadas em Nova Lima, Região Metropolitana de Belo Horizonte, Minas Gerais, Sudeste do Brasil. A altitude média dessas áreas é de 1400 m. O clima local apresenta invernos secos, de abril a setembro, e verões chuvosos, de outubro a março.

Nas três unidades amostramos áreas não perturbadas (controle), em reabilitação no entorno da cava ou sobre pilha de estéril e com atividade de mineração (perturbadas). Tais áreas apresentam a ocorrência de campos ferruginosos compostos por formações abertas, como campos sujos, campos rupestres sobre canga e formações florestais, e estão inseridos na transição entre os biomas Cerrado e Mata Atlântica (RIZZINI, 1997).

Amostramos quatro áreas não perturbadas em formações abertas (campo sujo) no entorno da cava, duas áreas em reabilitação sobre a rocha da cava pós-lavra, reabilitadas por capim gordura (*Melinis minutiflora* P. Beauv.) e seis áreas com atividade de mineração nas unidades da Mina do Tamanduá e Mina Capão Xavier. Na Mina da Mutuca amostramos duas áreas não perturbadas em matas ciliares e cinco áreas em reabilitação sobre pilha de estéril com diferentes idades e tipos de reabilitação. Duas destas áreas de reabilitação são mais recentes, com dois e quatro anos, e são dominadas por capim gordura e feijão guandu (*Cajanus cajan* (L.) Millsp). As outras três áreas possuíam seis, oito e dez anos de reabilitação e eram dominadas por capim braquiária (*Brachiaria decumbens* Stapf), além de feijão guandu e outras plantas nativas que colonizaram o local naturalmente. Assim, no total, nós amostramos seis áreas não perturbadas, sete em reabilitação e seis com atividade de mineração.

Amostragem

Nós demarcamos 19 transectos, um em cada uma das áreas descritas anteriormente. Em cada transecto amostramos dez pontos com distância mínima de 20 m entre eles para avaliar as poneromorfas epigeicas. Em cada ponto instalamos armadilhas do tipo pitfall epigeico sem iscas a fim de amostrar este segmento da comunidade de formigas (BESTELMEYER et al., 2000). As 190 armadilhas permaneceram em campo por 48 horas.

Para a amostragem das formigas removedoras de sementes, em cinco pontos por transecto, 95 pontos no total, nós ofertamos 50 frutos artificiais ricos em lipídios (veja RAIMUNDO et al., 2004) protegidos da predação por vertebrados por uma gaiola metálica instalada com a altura de 1,5 cm. Os frutos artificiais continham uma parte fresca que representou o elaiossomo. Esta parte consistiu de gordura vegetal (75%), frutose (4,8%), sacarose (0,5%), glicose (4,7%), caseína (7%), carbonato de cálcio (3%) e maltodextrina (5%), e foi desenvolvida no Laboratório de Química, Bioquímica e Análises de Alimentos (Departamento de Engenharia de Alimentos, Universidade Federal de Lavras, Brasil). Para representar as sementes nós utilizamos miçangas laranja de 0,03 g e 2 mm de diâmetro. O fruto (miçanga + parte fresca) possuía um peso total de 0,2 g e 5,5 mm de diâmetro. Estas características os classificam como frutos de tamanho pequeno e médio (PIZO; OLIVEIRA, 2001). Nós ofertamos os frutos às 09:00h e checamos cada ponto em períodos de 15 minutos até as 16:00h. Em cada observação, nós coletamos as espécies de formigas atraídas que removiam os frutos a uma distância maior que 30 cm do local de oferta (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010).

Após as coletas nós fizemos a identificação dos gêneros de formigas com o auxílio de chaves de identificação (BOLTON, 1994; PALACIO; FERNÁNDEZ, 2003) e as morfoespeciamos para calcular a riqueza e composição de espécies presentes em cada armadilha. Essa identificação foi checada pelo especialista Rodrigo Feitosa, da Universidade Federal do Paraná. Exemplares de todas as morfoespécies foram depositados na coleção de referência do Laboratório de Ecologia de Formigas da Universidade Federal de Lavras – UFLA.

Análise dos dados

Para identificar os efeitos do impacto da mineração na riqueza de poneromorfas epigeicas e removedoras nós construímos modelos lineares generalizados (GLM). Nós realizamos análises com a riqueza total de espécies epigeicas e com as removedoras separadamente. Nos modelos, a riqueza de formigas foi utilizada como variável resposta (y) e as áreas (não perturbadas, em reabilitação e em mineração) foram utilizadas como variáveis explicativas (x). Todas as variáveis foram analisadas na escala transecto (N = 19). Os modelos foram construídos com distribuição de erros Poisson adequados para dados de contagem. As análises de resíduos apontaram a distribuição de erros utilizada como a mais adequada.

Para verificarmos os padrões da composição de espécies de poneromorfas epigeicas nas áreas, nós plotamos um NMDS (non-metric multidimensional scaling) e, posteriormente, realizamos análises de similaridade (ANOSIM) usando o índice de similaridade de Jaccard, adequado para matrizes de presença e ausência. Não foi possível realizarmos essa análise para as formigas poneromorfas removedoras de sementes, pois nas áreas em reabilitação coletamos tais formigas apenas em um ponto amostral.

As análises de dados foram feitas no software R 3.0.1 (R Development Core Team, 2013), sendo que a NMDS e a ANOSIM foram feitas com o auxílio do pacote vegan. Em nenhuma das análises nós utilizamos as áreas em mineração, pois nenhuma poneromorfa foi coletada nessas áreas.

Adicionalmente, nós plotamos um diagrama de Venn para observarmos o número de espécies de poneromorfas epigeicas e removedoras exclusivas e compartilhadas entre as áreas.

Resultados

Nós encontramos 16 espécies de poneromorfas distribuídas entre sete gêneros (uma *Anochetus*, duas *Ectatomma*, duas *Odontomachus*, três *Gnamptogenys*, duas *Pachycondyla*, duas *Neoponera* e quatro *Hypoponera*) pertencentes a duas subfamílias (Ectatomminae e Ponerinae). Dentre as espécies coletadas apenas cinco são removedoras de sementes (Tabela 28.I).

As espécies mais comuns das áreas não perturbadas e que foram coletadas exclusivamente nestas áreas são *Ectatomma edentatum*, *Neoponera marginata* e *Odontomachus chelifer*. Por sua vez, *Neoponera verenae* é comum em áreas de reabilitação e foi coletada exclusivamente nestas áreas. A espécie *Gnamptogenys striatula* é comum em ambos os ambientes.

TABELA 28.I – Espécies de formigas poneromorfas em áreas não perturbadas e em reabilitação. Todas as espécies foram coletadas em unidades de mineração da companhia Vale S.A., em Nova Lima, MG, Brasil. *Espécies de formigas poneromorfas removedoras de sementes.

Subfamílias	Espécies	Áreas não perturbadas	Áreas em reabilitação
Ectatomminae	*Ectatomma edentatum** (Roger, 1863)	X	
	Ectatomma lugens (Emery, 1894)	X	
	Gnamptogenys acuminata (Emery, 1896)	X	X
	*Gnamptogenys striatula** (Mayr, 1884)	X	X
	Gnamptogenys sp.1	X	
Ponerinae	*Anochetus neglectus* (Emery, 1894)	X	
	Hypoponera sp.1		X
	Hypoponera sp.2		X
	Hypoponera sp.3	X	
	Hypoponera sp.4		X
	*Odontomachus chelifer** (Latreille, 1802)	X	
	Odontomachus meinerti (Forel, 1905)	X	
	*Neoponera verenae** (Forel, 1922)		X
	Neoponera marginata (Roger, 1861)	X	
	*Pachycondyla striata** (Smith, 1858)	X	
	Pachycondyla harpax (Fabricius, 1804)	X	
Total	16		

Doze espécies, dentre elas três removedoras, são exclusivas das áreas não perturbadas. Quatro espécies, inclusive uma removedora, são exclusivas das áreas em reabilitação. Duas espécies, sendo que uma é removedora, são compartilhadas entre as áreas não perturbadas e as áreas em reabilitação. Nenhuma espécie de poneromorfa foi amostrada em áreas de mineração (Tabela 28.I, Figura 28.1).

Houve diferença na riqueza de espécies de Poneromorfas epigeicas (p = 0,0015; df = 11; χ2 = ; Figura 28.2) e removedoras (p = 0,0002; df = 11; χ2 = ; Figura 28.3) entre as áreas, sendo que a riqueza de espécies de ambas foi maior nas áreas não perturbadas do que nas áreas em reabilitação. A composição de espécies epigeicas das áreas não perturbadas é diferente das áreas em reabilitação (p = 0,0070; R = 0,7163; Figura 28.4).

FIGURA 28.1 – Diagrama de Venn com o número de espécies de formigas poneromorfas compartilhadas e exclusivas das áreas não perturbadas, em mineração e reabilitação em unidades de mineração da companhia Vale S.A., em Nova Lima, MG, Brasil

FIGURA 28.2 – Riqueza de espécies de formigas poneromorfas epigeicas em áreas não perturbadas e em reabilitação (p = 0,0015). Barras representam o erro padrão. As espécies foram coletadas nas unidades de mineração da companhia Vale S.A., em Nova Lima, MG, Brasil

FIGURA 28.3 – Riqueza de espécies de formigas poneromorfas removedoras de sementes em áreas não perturbadas e em reabilitação (p = 0,0002). Barras representam o erro padrão. As espécies foram coletadas nas unidades de mineração da companhia Vale S.A., em Nova Lima, MG, Brasil

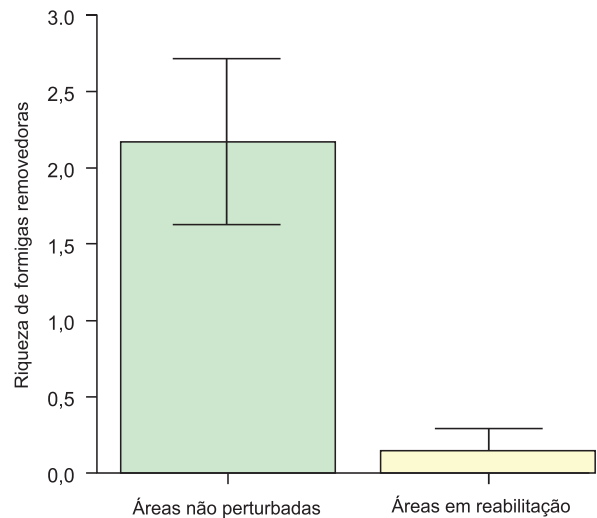
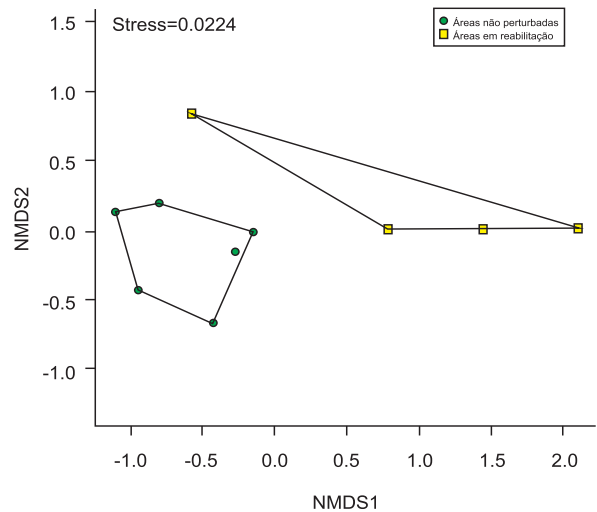



FIGURA 28.4 – *Non-metric multidimensional scaling* (NMDS), com o uso do índice de Jaccard, utilizando a presença/ausência de espécies de formigas poneromorfas epigeicas em áreas não perturbadas e em reabilitação. Todas as espécies foram coletadas nas unidades de mineração da companhia Vale S.A., em Nova Lima, MG, Brasil

Discussão

As formigas poneromorfas epigeicas e removedoras de sementes são altamente afetadas, nos parâmetros de riqueza e composição, pelo impacto causado pela mineração. Isso gera assembleias distintas em cada área, com maior riqueza de espécies nas áreas não perturbadas do que nas áreas em reabilitação e com efeito ainda maior nas áreas mineradas, aonde não foram coletadas espécies de poneromorfas. Isso ocorre provavelmente pelo fato de as áreas não perturbadas apresentarem maior quantidade e qualidade de recursos e melhores condições para a distribuição das formigas.

Tais diferenças ocorreram porque a mineração é a forma mais intensa de impacto antrópico, com a retirada total da vegetação e camadas de solo para a extração do minério (HOLEC; FROUZ, 2005). Assim, nessas áreas ocorre uma drástica mudança no perfil do solo, que se torna mais compactado e sem matéria orgânica, com consequências negativas para as formigas (MAJER et al., 1984, 2007; DIEHL et al., 2004). De acordo com os nossos resultados, essa mudança levou a perda total de poneromorfas nas áreas em mineração, significando também perda total da função ecológica de remoção de sementes desempenhada por essas formigas.

As formigas poneromorfas são altamente associadas ao desenvolvimento de uma estrutura da vegetação adequada, por esta mesma representar diversificação de condições (ex.: luz e umidade) e recursos (ex.: alimento e locais para nidificação) importantes para a manutenção das suas colônias (RIBAS et al., 2003; LEAL et al., 2012). Ao contrário disso, áreas em mineração são desprovidas de vegetação oferecendo condições adversas a essas formigas e totalmente diferentes das áreas não perturbadas.

Já os ambientes não perturbados tendem a apresentar maior riqueza de formigas poneromorfas do que áreas em reabilitação e áreas mineradas devido à estrutura da vegetação que sustentam, refletindo no desenvolvimento de cobertura de dossel, sub-bosque e camada de serapilheira. Essa estrutura da vegetação mais complexa fornece maior quantidade de microhabitats capazes de abrigar um número maior de espécies (RIBAS et al., 2003; CAMPOS et al., 2006; NEVES et al., 2012). Nossos resultados corroboram essas expectativas teóricas, pois a riqueza de espécies de formigas poneromorfas epigeicas e removedoras de sementes foi maior nas áreas não perturbadas do que nas áreas em mineração e em reabilitação.

As variáveis ambientais presentes em áreas não perturbadas citadas anteriormente são consideradas as mais importantes para as formigas poneromorfas porque podem representar habitats mais heterogêneos e melhores condições microclimáticas para elas (CAMPOS et al., 2007; COSTA et al., 2011). A presença de serapilheira, por exemplo, é um fator importante para poneromorfas epigeicas por ser o principal local de forrageamento dessas formigas, capaz de afetar a presença de algumas espécies (VASCONCELOS et al., 2000; QUEIROZ et al., 2013). Além disso, a serapilheira é uma variável crucial para poneromorfas removedoras de sementes, pois representa um estoque de sementes (DIAS et al., 2012).

Podemos também perceber o alto grau do impacto causado pela mineração através da diferença de riqueza de formigas poneromorfas epigeicas entre áreas não perturbadas e em reabilitação, que foi mais de três vezes maior em áreas não perturbadas, mostrando que 10 anos de reabilitação (nossa área com maior idade) e as diferentes técnicas de reabilitação não foram suficientes para recuperar a riqueza de poneromorfas original. A reabilitação com espécies exóticas de capim cria um ambiente diferente daquele com vegetação nativa, além de atrasar o processo de reabilitação e de colonização de plantas e de formigas poneromorfas (WALKER; DEL MORAL, 2003; RIBAS et al., 2012b). Assim, esse tipo de reabilitação gera um ambiente simplificado com baixa quantidade de matéria orgânica, dificultando a recolonização da flora e fauna nativa (RIZALI et al., 2013).

Tal reabilitação também não foi eficiente para permitir a recolonização de poneromorfas removedoras de sementes especialistas de habitats preservados como *Odontomachus chelifer* e *Pachycondyla striata* (SCHMIDT et al., 2013), as quais também são consideradas boas removedoras de sementes (CHRISTIANINI; OLIVEIRA, 2010), e que foram coletadas neste trabalho exclusivamente em áreas não perturbadas. Essas formigas são consideradas boas removedoras de sementes por carregarem as sementes individualmente e por longas distâncias, o que favoreceria o estabelecimento de diferentes espécies de plantas contribuindo para o processo autossustentável de reabilitação. Coletamos apenas duas espécies de poneromorfas removedoras de sementes, *Neoponera verenae* e *Gnamptogenys striatula*, em áreas de reabilitação sendo que apenas a segunda espécie foi também coletada em áreas não perturbadas,

indicando que a função ecológica de remoção de sementes não está sendo recuperada.

Nós também encontramos diferença na composição de poneromorfas epigeicas entre as áreas. Isso mostra que as áreas em reabilitação e não perturbadas sustentam assembleias de poneromorfas epigeicas altamente dissimilares (R = 0,7163) em relação às espécies que as compõem. Isso pode ser embasado nas doze espécies de poneromorfas epigeicas exclusivas de áreas não perturbadas, e nas quatro espécies exclusivas de áreas em reabilitação, com somente duas espécies em comum entre as áreas. Essa diferença na composição pode estar relacionada às diferenças estruturais entre as áreas, com distintos substratos e complexidade da vegetação.

Somado a isso, as áreas não perturbadas apresentam assembleia de poneromorfas epigeicas mais complexa com diferentes níveis tróficos, com a presença de espécies oportunistas e preferencialmente predadoras generalistas de serapilheira como as dos gêneros *Anochetus, Odontomachus*, *Pachycondyla*, *Neoponera* e *Gnamptogenys* (COGNI; OLIVEIRA, 2004; BRANDÃO et al., 2011). Dentre estas, exceto as pertencentes ao primeiro gênero, são espécies removedoras de sementes. Além disso, tais áreas possuem espécies especialistas de ambientes preservados como as do gênero *Odontomachus* e *Gnamptogenys*, bem como espécies onívoras e generalistas como as do gênero *Ectatomma* (CARVALHO et al., 2004; WEISER; KASPARI, 2006). Essa complexidade de níveis tróficos tem importância fundamental no equilíbrio ecológico do ambiente, pois mantém interações tróficas e mecanismos funcionais para o bom funcionamento do ambiente (CAUT et al., 2014).

Entretanto, as áreas em reabilitação possuem uma assembleia mais simplificada, contendo maior número de espécies generalistas e oportunistas típicas de ambientes ainda perturbados como as do gênero *Hypoponera* e *Pachycondyla* (COSTA et al., 2010; LEAL et al., 2012) e menos espécies especialistas pertencentes por exemplo ao gênero *Gnamptogenys*. Hoffman; Andersen (2003) e Dominguez-Haydar; Armbrecht (2011) relataram essa mesma diferença na complexidade de níveis tróficos entre comunidades de poneromorfas de áreas não perturbadas e áreas em reabilitação pós-mineração. Portanto nossos resultados corroboram evidências já existentes de que o impacto da mineração causa mudanças na composição e estrutura da assembleia de formigas poneromorfas epigeicas, mesmo em longo prazo, uma vez que áreas com 10 anos de reabilitação ainda apresentam uma assembleia de poneromorfas alterada.

A partir dos nossos resultados, é possível observar como a atividade da mineração é capaz de afetar fortemente, e em longo prazo, as formigas poneromorfas epigeicas e removedoras de sementes comprometendo o equilíbrio ecológico e o bom funcionamento dos ambientes sob essa atividade antrópica. A alteração nos parâmetros de riqueza e composição dessas formigas poneromorfas nos mostra, em curto prazo, que essa é uma excelente métrica para entendermos as respostas dos organismos frente à atividade de mineração, e eficaz na elaboração de estratégias de conservação. Além disso, mostra a importância da abordagem da função ecológica de remoção de sementes como importante ferramenta na bioindicação.

Em programas de monitoramento, onde o tempo e os recursos são limitados, focar em um agrupamento pode ajudar a gerar informações rápidas e de qualidade. Nesse caso, a avaliação das formigas poneromorfas epigeicas juntamente com as removedoras de sementes com certeza trará informações confiáveis e eficientes em programas de monitoramento que precisem de respostas rápidas e em pequena escala e, com isso, facilitar a interação entre conservação e desenvolvimento econômico.

Agradecimentos

Este trabalho é resultado do projeto de pesquisa: FAPEMIG – CRA RDP 00123-10 – “Biodiversidade e funções ecológicas de formigas – bioindicação de impactos ambientais e de recuperação de áreas degradadas”. Nós agradecemos à companhia Vale S.A. por permitir a amostragem das formigas nas suas áreas de mineração e reabilitação, ao Ramon Braga e Cássio Mendanha, por nos ajudar na escolha dessas áreas e ao Anderson Matos, por nos conduzir dentro de cada unidade de mineração. Agradecemos também ao Laboratório de Análises Químicas, Bioquímicas e de Alimentos (Departamento de Engenharia de Alimentos da Universidade Federal de Lavras), pelo espaço e material fornecidos para a confecção dos frutos artificiais. Nós somos gratos aos colegas do LEF: C.J. Lasmar e E.O. Canedo-Junior, F.A. Schmidt, F. Tanure, R.G. Cuissi, T. Moretti por nos ajudar no trabalho de campo e no laboratório. Somos gratos também ao R. Feitosa, G. Camacho e a D. L. Braga, por verificarem a identificação das formigas. Os autores receberam apoio financeiro da CAPES e FAPEMIG.

Referências

ANDERSEN, A.; FISCHER, A.; HOFFMANN, B. D.; READ, J. L.; RICHARDS, R. Use of terrestrial invertebrates for biodiversity monitoring in Australian rangelands, with particular reference to ants. **Austral Ecology**, v. 29, n. 1, p. 87-92, 2004.

ANDERSEN, A. N. AND MORRISON, S. C. Myrmecochory in Australia's seasonal tropics : Effects of disturbance on distance dispersal. **Australian Journal of Ecology**, v. 23, n. 5, p. 483-491, 1998..

ALMEIDA, F. S.; MAYHÉ-NUNES, A. J.; QUEIROZ, J. M. The importance of Poneromorph ants for seed dispersal in altered environments. **Sociobiology**, v. 60, n. 3, p. 229-235, 2013.

ALONSO, L. E. Ant Conservation: current status and a call to action. In: Lach, L.; Parr, C.L.; Abbott, K. L. (Ed). **Ant ecology**. Oxford: Oxford University, p. 59-74, 2010.

BESTELMEYER, B. T.; AGOSTI, D.; LEEANNE, F.; ALONSO, T.; BRANDÃO, C. R. F.; BROWN, W. L.; DELABIE, J. H. C.; SILVESTRE, R. Field techniques for the study of ground-living ants: An Overview, description, and evaluation. In: Agosti, D.; Majer, J.D.; Tennant, A.; Schultz, T. (eds), **Ants: Standart Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity**. Smithsonian Institution Press, p. 122-144, 2000.

BOLTON, B. **Identification Guide to the Ant Genera of the World**. Harvard University Press, Cambridge, 1994.

BRAGA, D. L.; LOUZADA, J.N. C.; ZANETTI, R.; DELABIE, J. Rapid evaluation of ant diversity in land use systems in Southern Bahia, Brazil. **Neotropical Entomology**, v. 39, n. 4, p. 464-469, 2010.

BRANDÃO, C. R.; SILVA, R. R.; DELABIE, J. H. Neotropical ants (Hymenoptera) functional groups: nutritional and applied implications. **Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management**, p. 213-236, 2011.

CAMPOS, R. I.; SOARES, J. P.; MARTINS, R. P.; RIBEIRO, S. P. Effect of habitat structure on ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) associated to two pioneer tree species. **Sociobiology**, v. 47, n. 3, p. 721-737, 2006.

CAMPOS, R. B. F.; SCHOEREDER, J. H.; SPERBER, C. F. Small-scale patch dynamics after disturbance in litter ant communities. **Basic and Applied Ecology**, v. 8, n. 1, p. 36-43, 2007.

CARVALHO, K. S.; SOUZA A. L. B.; PEREIRA M. S.; SAMPAIO C. P.; DELABIE J. H. C. Comunidade de formigas epígeas no ecótono Mata de Cipó, Domínio de Mata Atlântica, BA, Brasil. **Acta Biologica Leopoldensia**, v. 26, n. 2, p. 249-257, 2004.

CAUT, S.; JOWERS, M. J.; ARNAN, X.; PEARCE-DUVET, J.; RODRIGO, A.; CERDA, X.; BOULAY, R. R. The effects of fire on ant trophic assemblage and sex allocation. **Ecology and Evolution**, v. 4, n. 1, p. 35-49, 2014.

CHRISTIANINI, A. V. OLIVEIRA, P. S. Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 3, p. 573-582, 2010.

COGNI, R.; OLIVEIRA, P. S. Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant, Gnamptogenys moelleri (Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux**, v. 51, n. 2, p. 123-130, 2004.

COSTA, C. B.; RIBEIRO, S. P.; CASTRO, P. T. A. Ants as Bioindicators of Natural Succession in Savanna and Riparian Vegetation Impacted by Dredging in the Jequitinhonha River Basin, Brazil. **Restoration Ecology**, v. 18, n. s1, p. 148-157, 2010.

COSTA, F. V.; NEVES, F. S.; SILVA, J. O.; FAGUNDES, M. Relationship between plant development, tannin concentration and insects associated with Copaifera langsdorffii (Fabaceae). **Arthropod Plant Interactions**, v. 5, n. 1, 2011.

DIAS, N. S.; ZANETTI, R.; SANTOS, M. S.; LOUZADA, J.; DELABIE, J. Interaction between forest fragments and adjacent coffee and pasture agroecosystems: responses of the ant communities (Hymenoptera, Formicidae). **Iheringia - Serie Zoologia**, v. 98, n. 1, p. 136-142, 2008.

DIAS, A. T.; BOZELLI, R. L.; DARIGO, R. M.; ESTEVES, F. D. A.; DOS SANTOS, H. F.; FIGUEIREDO-BARROS, M. P.; NUNES, M. F. Q. S.; ROLAND, F.; ZAMITH, L. R.; SCARANO, F. R. Rehabilitation of a Bauxite Tailing Substrate in Central Amazonia: The Effect of Litter and Seed Addition on Flood-Prone Forest Restoration. **Restoration Ecology**, v. 20, n. 4, p. 483-489, 2012.

DIEHL, E.; SANHUDO, C. E.; DIEHL-FLEIG, E. Ground-dwelling ant fauna of sites with high levels of copper. **Brazilian Journal of Biology**, v. 64, n. 1, p. 33–39, 2004.

DOMINGUEZ-HAYDAR, Y.; ARMBRECHT, I. Response of Ants and Their Seed Removal in Rehabilitation Areas and Forests at El Cerrejón Coal Mine in Colombia. **Restoration Ecology**, v. 19, n. 201, p. 178-184, 2011.

DOS SANTOS, I. A.; PERFECTO, I. Impacts of agroecosystems on ant biodiversity in the Amazon in Brazil. **Forestry Research Newsletter**, v. 18, p. 20-29, 2011.

ENDRINGER, F. B.; SANTOS, I. A.; TEIXEIRA, M. C.; SCHOEREDER, J. H. Ant species richness in sand dune environments following burning (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 51, n. 2, p. 415-423, 2008.

GABET, E. J.; REICHMAN, O. J.; SEABLOOM, E. W. The effects of bioturbation on soil processes and sediment transport. **Annual Review of Earth and Planetary Science**, v. 31, n. 1, p. 249-273, 2003.

GARDNER, T. A. **Monitoring Forest Biodiversity: Improving Conservation Through Ecologically-Responsible Management**. London: Earthscan, p. 360, 2010.

GRANT, C. D.; WARD, S. C.; MORLEY, S. C. Return of ecosystem function to restored bauxite mines in Western Australia. **Restoration Ecology**, v. 15, n. s4, p. S94-S103, 2007.

HENAO-GALLEGO, N.; ESCOBAR-RAMÍREZ, S.; CALLE, Z.; MONTOYA-LERMA, J.; ARMBRECHT, I. An artificial aril designed to induce seed hauling by ants for ecological rehabilitation purposes. **Restoration Ecology**, v. 20, n. 5, p. 555-560, 2012.

HOFFMAN, B. D.; ANDERSEN, A. N. Responses of ants to disturbance in Australia, with particular reference to functional groups. **Austral Ecology**, v. 28, n. 4, p. 444-464, 2003.

HOFFMAN, B. D. Using ants for rangeland monitoring: Global patterns in the responses of ant communities to grazing. **Ecological Indicators**, v.10, n. 2, p. 105-111, 2010.

HOLEC, M.; FROUZ, J. Ant (Hymenoptera: Formicidae) communities in reclaimed and unreclaimed brown coal mining spoil dumps in the Czech Republic. **Pedobiologia**, v. 49, n. 4, p. 345-357, 2005.

HOLEC, M.; FROUZ, J.; POKORNÝ, R. The influence of different vegetation patches on the spatial distribution of nests and the epigeic activity of ants (*Lasius niger*) on a spoil dump after brown coal mining (Czech Republic). **European Journal of Soil Biology**, v. 42, n. 3, p. 142-165, 2006.

ILHA, C.; LUTINSKI, J. A.; PEREIRA D. V. M.; GARCIA, F. R. M. Riqueza de formigas (Hymenoptera: Formicidae) da Bacia da Sanga Caramuru, município de Chapecó-SC. **Biotemas**, v. 22, p. 95-105, 2009.

Instituto Brasileiro de Mineração (IBRAM). Ferro. In: **Informações e Análises da Economia Mineral Brasileira**. 6ed. Brasília, p. 14-15, 2011.

LEAL, I. R. FILGUEIRAS, B. K. C.; GOMES, J. P.; IANNUZZI, L.; ANDERSEN, A. N. Effects of habitat fragmentation on ant richness and functional composition in Brazilian Atlantic forest. **Biodiversity Conservation**, v. 21, n. 7, p. 1687-1701, 2012.

LEAL, L. C.; ANDERSEN, A. N.; LEAL, I. R. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. **Oecologia**, v.174, n. 1, p. 173-181, 2014.

LOMOV, B.; KEITH, D. A.; HOCHULI, D. F. Linking ecological function to species composition in ecological restoration: Seed removal by ants in recreated woodland. **Austral Ecology**, v. 34, n. 7, p. 751-760, 2009.

MADEIRA, B. G.; ESPÍRITO-SANTO, M. M.; NETO, S. D. Â.; NUNES, Y. R.; AZOFEIFA, G. A. S.; FERNANDES, G. W.; QUESADA, M. Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. **Plant Ecology**, v. 201, n. 1, p. 291-304, 2009.

MAJER, J. D.; DAY, J. E.; KABAY, E. D.; PERRIMAN, W. S. Recolonization by ants in bauxite mines rehabilitated by a number of different methods. **Journal of Applied Ecology**, v. 21, p. 355-375, 1984.

MAJER, J. D. Ant recolonisation of rehabilitated bauxite mines of Poços de Caldas, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 8, n. 1, p. 97–108, 1992.

MAJER, J. D. Ant recolonization of rehabilitated bauxite mines at Trombetas, Pará, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, n. 2, p. 257–273, 1996.

MAJER, J. D.; BRENNAN, K. E. C.; MOIR, M. L. Invertebrates and the Restoration of a Forest Ecosystem: 30 Years of Research following Bauxite Mining in Western Australia. **Restoration Ecology**, v. 15, n. s4, p. S104-S115, 2007.

MARINHO, C. G. S.; ZANETTI, R.; DELABIE, J. H. C.; SCHLINDWEIN, M. N.; RAMOS, L. D. S. Ant (Hymenoptera: Formicidae) diversity in eucalyptus (Myrtaceae) plantations and cerrado litter in Minas Gerais, Brazil. **Neotropical Entomology**, v. 31, n. 2, p. 187-195, 2002.

MCGEOCH, M. A. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. **Biological Reviews**, v. 73, n. 1, p. 181-201, 1998.

NEVES, F. S.; BRAGA, R. F.; ARAÚJO, L. S.; CAMPOS, R. I.; FAGUNDES, M. Differential effects of land use on ant and herbivore insect communities associated with *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). **Revista de Biologia Tropical**, v. 60, n. 3, p. 1065-1073, 2012.

NIEMI, G. J., MCDONALD, M. E. Application of ecological indicators. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 35, n. 1, p. 89–111, 2004.

PAIS, M. P.; VARANDA, E. M. Arthropod recolonization in the restoration of a semideciduous forest in southeastern Brazil. **Neotropical entomology**, v. 39, n. 2, p. 198-206, 2010.

PALACIO, E. E.; FERNÁNDEZ, F. Claves para las subfamilias y géneros. In: Fernández, F. (ed). **Introduction a las hormigas de la Región Neotropical**. Bogotá: Instituto Humboldt, Colômbia, p. 424.

PAOLUCCI, L. N.; SOLAR, R. R. C.; SOBRINHO, T. G.; SPERBER, C. F.; SCHOEREDER, J. H. How does small-scale fragmentation affect litter-dwelling ants? The role of isolation. **Biodiversity Conservation**, v. 21, n. 12, p. 3095-3105, 2012.

PARR, C. L.; ANDERSEN, A. N.; CHASTAGNOL, C.; DUFFAUD, C. Savanna fires increase rates and distance of seed dispersal by ants. **Oecologia**, v. 151, n. 1, p. 33-41, 2007.

PEREIRA, M. P. S.; QUEIROZ, J. M.; VALCARCEL, R.; MAYHÉ-NUNES, A. J. Fauna de formigas como ferramenta para monitoramento de área de mineração reabilitada na Ilha da Madeira, Itaguaí, RJ. **Ciência Florestal**, v. 17, n. 3, p. 197-204, 2007.

PEREIRA, M. F.; TRIGO, J. R. Ants have a negative rather than a positive effect on extrafloral nectaried *Crotolaria pallida* performance. **Acta Oecologia**, v. 51, p. 49-53, 2013.

PERFECTO, I.; VANDERMEER, J. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 1134, n. 1, p. 173-200, 2008.

PHILPOTT, S. M.; ARMEBRECHT, I. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. **Ecological Entomology**, v. 31, n. 4, p. 369-377, 2006.

PHILPOTT, S. M.; PERFECTO, I.; ARMBRECHT, I.; PARR, C. Disturbance and habitat transformation. In.: Lach L, Parr C, Abbott K. (eds.). **Ant Ecology**. Oxford University Press. p. 137-156, 2010.

PIZO M. A.; OLIVEIRA P. S. Size and lipid content of nonmyrmecochorous diasporas: effects on the interaction with litter-foraging ants in the Atlantic rain forest of Brazil. **Plant Ecology**, v.157, p. 37-52, 2001.

QUEIROZ, A. C. M; RIBAS, C. R.; FRANÇA, F. M. Microhabitat characteristics that regulate ant richness patterns: the importance of leaf litter for epigaeic ants. **Sociobiology**, v. 60, n. 4, p. 367-373, 2013.

RAIMUNDO, R. L. G.; GUIMARAES, P. R.; ALMEIDA-NETO, N.; PIZO, M. A. The influence of fruit morphology and habitat structure on ant-seed interactions: A study with artificial fruits. **Sociobiology**, v. 44, n. 2, p. 261-270, 2004.

RAMOS, L. D.; FILHO, R. B. Z.; DELABIE, J. H. C.; LACAU, S.; SANTOS, M. F. S.; NASCIMENTO, I.C.; MARINHO, C. G. S. Ant communities (Hymenoptera: Formicidae) of the leaf-litter in cerrado "stricto sensu" areas in Minas Gerais, Brazil. **Lundiana**, v. 4, p. 95-102, 2003.

RIBAS, C. R.; SCHOEREDER, J. H.; PIC, M.; SOARES, S. M. Tree heterogeneity, resource availability and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. **Austral Ecology**, v. 28, n. 3, p. 305-314, 2003.

RIBAS, C. R.; CAMPOS, R.; SCHMIDT, F. A.; SOLAR, R. R. C. Ants as Indicators in Brazil: A Review with Suggestions to Improve the Use of Ants in Environmental Monitoring Programs. **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 2012, p. 1-23, 2012a.

RIBAS, C. R.; SCHMIDT, F. A.; SOLAR, R. R. C.; CAMPOS, R.; VALENTIM, C. L.; SCHOEREDER, J. H. Ants as indicators of the success of rehabilitation efforts in deposits of Gold Mining Tailings. **Restoration Ecology**, v. 20, n. 6, p. 712-720, 2012b.

RIBAS, C. R.; SOLAR, R. C. C.; CAMPOS, R. B. F.; SCHMIDT, F. A.; VALENTIM, C. L.; SCHOEREDER, J. H. Can ants be used as indicators of environmental impacts caused by arsenic? **Journal of Insect Conservation**, v. 16, n. 3, p. 413–421, 2012c.

RIZALI, A.; CLOUGH, Y.; BUCHORI, D.; HOSANG, M. L. A.; BOS, M. M.; TSCHARNTKE, T. Long-term change of ant community structure in cacao agroforestry landscapes in Indonesia. **Insect Conservation and Diversity**, v.6, n. 3, p. 328-338, 2013.

RIZZINI, C. T. Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos. **Âmbito Cultural**, 1997.

SCHMIDT, F. A.; DIEHL, E. What is the effect of soil use on ant communities? **Neotropical Entomology**, v. 37, n. 4, p. 381-388, 2008.

SCHMIDT, F. A.; RIBAS, C. R.; SCHOEREDER, J. H. How predictable is the response of ant assemblages to natural forest recovery? Implications for their use as bioindicators. **Ecological Indicators**, v. 84, p. 158-166, 2013.

SILVA, E. N; PERFECTO, I. Coexistence of aphid predators in Cacao plants: Does ant-aphid mutualism play a role? **Sociobiology**, v. 60, n. 3, p. 259-265, 2013.

SOUSA-SOUTO, L.; SCHOEREDER, J. H.; SCHAEFER, C. E. G. R. Leaf-cutting ants, seasonal burning and nutrient distribution in Cerrado vegetation. **Austral Ecology**, v. 32, n. 7, p. 758-765, 2007.

VASCONCELOS, H. L. Effects of forest disturbance on the structure of ground foraging ant communities in central Amazonia. **Biodiversity and Conservation**, v. 8, n. 3, p. 409-420, 1999.

VASCONCELOS, H. L.; VILHENA, J. M. S.; CALIBRI, G. J. A. Response of ants to selective logging of a central Amazonian forest. **Journal of Applied Ecology**, v.37, n. 3, p. 508-514, 2000.

WALKER, L. R.; DEL MORAL, R. **Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation**. Cambridge University Press, Cambridge, 2003.

WEISER, M. D.; KASPARI, M. Ecological mosphospace of New World ants. **Ecological Entomology**, v. 31, p. 131-142, 2006.

WILSON, E. O. Editorial: On the future of the conservation biology. **Conservation Biology**, v. 14, n. 1, p. 1-3, 2000.

29

Formigas poneromorfas como engenheiras de ecossistemas: impactos sobre a biologia, estrutura e fertilidade dos solos

Fábio Souto Almeida, Jarbas Marçal Queiroz

Resumo

Os engenheiros de ecossistemas são espécies que influenciam a disponibilidade de recursos para outros organismos através das alterações que causam no estado de materiais orgânicos ou inorgânicos. Uma variedade muito grande de organismos pode agir como engenheiros de ecossistemas, mas o ser humano é, provavelmente, o mais importante devido à extensão e magnitude dos efeitos de suas atividades. Por outro lado, diversos insetos também são apontados como importantes engenheiros de ecossistemas e, entre eles, as formigas se destacam pela sua capacidade de alterar as propriedades físicas, químicas e biológicas dos solos. Esses efeitos decorrem do hábito de muitas espécies de formigas construírem seus ninhos no solo. O movimento das partículas de solo realizado pelas formigas durante o processo de construção e manutenção dos ninhos, conhecido como bioturbação, afeta as características do solo, incluindo sua densidade, textura e composição química. Devido à abundância de ninhos e o tamanho das colônias, a quantidade de solo submetida à bioturbação é expressiva em vários ecossistemas. O fato das formigas construírem túneis e câmaras e processarem grande quantidade de matéria orgânica faz dos ninhos um ambiente propício para vários outros organismos, sejam eles parasitas, predadores ou apenas inquilinos. Vivos ou mortos, vários artrópodes podem estar presentes nos ninhos das formigas poneromorfas, tais como cupins, dípteros, lepidópteros, aranhas, grilos e outras formigas. Na dieta de formigas poneromorfas há uma boa quantidade de material vegetal, sendo bem documentada a coleta de frutos e sementes por algumas espécies. O transporte para os ninhos pode facilitar a germinação e aumentar o recrutamento de plântulas sobre os ninhos ou nos arredores. Toda a movimentação das partículas do solo e a presença de maiores quantidades de matéria orgânica levam ao aumento das concentrações de vários nutrientes no solo dos ninhos das formigas, incluindo nitrogênio, fósforo e potássio. Os efeitos sobre a estrutura física do solo, aliado ao aumento das concentrações de vários nutrientes e o uso de frutos na dieta pelas formigas poneromorfas agem em conjunto para aumentar a diversidade de plantas nos arredores dos ninhos, como observado em ambientes de floresta. Sendo assim, essas formigas adquirem papel relevante em ecossistemas florestais e sua ausência pode afetar a diversidade de outros organismos associados aos seus ninhos e retardar o processo de sucessão

ALMEIDA, Fábio Souto; QUEIROZ, Jarbas Marçal. Formigas poneromorfas como engenheiras de ecossistemas: impactos sobre a biologia, estrutura e fertilidade dos solos. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 437-446.

ecológica. Assim, as formigas poneromorfas que nidificam no solo parecem ser elementos importantes para a manutenção do funcionamento dos ecossistemas. Entretanto, ainda é preciso avaliar se as alterações provocadas no solo perduram por longos períodos. Embora a importância dos engenheiros de ecossistemas seja amplamente reconhecida, as consequências da sua ausência ainda são pouco compreendidas. É necessário que estudos futuros avaliem a influência da perda dos organismos que agem como engenheiros sobre o funcionamento dos ecossistemas. Por exemplo, diversos autores observaram que certas espécies de plantas podem estar associadas a ninhos de formigas e a perda dessas espécies de formigas poderia afetar negativamente as assembleias de plantas, podendo gerar efeitos negativos em cascata sobre os ecossistemas.

Abstract

Poneromorph ants as ecosystem engineers: impacts on the biology, structure and fertility of soil - Ecosystem engineers are species that influence the availability of resources to other species by altering the state of organic or inorganic materials. A large variety of organisms can act as ecosystem engineers, but the human being is, probably, the most important due to the extension and magnitude of the effects of its activities. On the other hand, several insects are pointed out as important ecosystem engineers and, among them, the ants stand out due to their capacity to alter physical, chemical, and biological properties of soils. These effects result from the habit shown by many ant species of building their nests in the soil. The movement of soil particles made by ants during the process of building and maintenance of nests, known as bioturbation, affects the characteristics of the soil, including its density, texture, and chemical composition. Due to the abundance of nests and size of colonies, the amount of soil affected by bioturbation is impressive in many ecosystems. The fact that ants build their tunnels and chambers and process a large amount of organic matter make the nests a suitable environment for several other organisms, be they parasites, predators, or just tenants. Dead or alive, several arthropods can be present in the nests of poneromorph ants, such as termites, dipterans, lepidopterans, spiders, crickets, and other ants. There is a good quantity of plant material in the diet of poneromorph ants; indeed, the collection of fruits and seeds by some species is well-documented. The transportation of seeds and fruits to the nest can facilitate germination and increase the recruitment of seedlings on the nests or in their surroundings. The movement of soil particles and the presence of a large amount of organic matter increases the concentration of several nutrients in the soil of ant nests, including nitrogen, phosphorus, and potassium. The effects on the soil physical structure, allied with the increase in the concentration of several nutrients and the use of fruits in the diet of poneromorph ants, act together to increase the diversity of plants in the surroundings of nests, as observed in forest environments. Hence, these ants play an important role in forest ecosystems, and their presence can be important for the diversity of other organisms associated with their nests and can affect the process of ecological succession. Therefore, the poneromorph ants that nest in the soil seem to be key elements to the maintenance of ecosystem functioning. However, it is still necessary to assess whether the changes made in the soil persist for long periods. Although the importance of the ecosystem engineers is broadly recognized, the consequences of their absence are still poorly understood. Further studies should assess the influence of the loss of the organisms that act as engineers in ecosystem functioning. As an example, several authors have observed that some plant species can be associated with ant nests, and the loss of these ant species could negatively affect plant assemblages, and generate negative cascade effects on ecosystems.

Introdução

Os engenheiros de ecossistemas são espécies que influenciam a disponibilidade de recursos para outros organismos através das alterações que causam no estado de materiais bióticos ou abióticos (JONES et al., 1994). Todavia, existem discussões sobre quais são os organismos que devem ser chamados de engenheiros de ecossistemas e até sobre o próprio conceito de engenharia de ecossistemas. Para Reichman e Seabloom (2002), como a maioria dos organismos influencia o ambiente em que vivem, muitas discussões sobre os engenheiros de ecossistemas são banalizadas por categorizar qualquer mudança física no ambiente como engenharia, sem qualificar a natureza e o alcance das influências. Para Wilby (2002), o conceito de engenharia de ecossistemas deve indicar que interações ecológicas, como a herbivoria, não devem ser consideradas como atividades de engenharia de ecossistemas.

Segundo Jones et al. (1994), os engenheiros de ecossistemas se dividem em autogênicos e alogênicos. Ainda segundo os autores, os engenheiros autogênicos modificam o ambiente onde vivem com suas próprias estruturas físicas, seus próprios tecidos vivos ou mortos, como as árvores, por exemplo. Já os engenheiros alogênicos provocam alterações no ambiente ao modificarem a matéria viva ou morta através de meios mecânicos ou outros, como os castores e algumas formigas (JONES et al., 1994).

As árvores são exemplos de engenheiros autogênicos, pois suas estruturas criam habitats para diversos outros organismos (REIS; FONTOURA, 2009; BONNET et al., 2010; JUNQUEIRA et al., 2001). Uma boa parte da diversidade de animais e plantas provavelmente não existiria sem os habitats criados pelas estruturas das árvores. As plantas também agem como engenheiras de ecossistemas através da deposição de material morto (folhas, galhos, flores etc) sobre o solo, criando micro-habitats para diversos organismos e permitindo que outras espécies encontrem recursos importantes para viver (VARGAS et al., 2007). Já as algas dos gêneros *Porolithon* e *Lithophyllum* diminuem a força da água e protegem corais contra a ação das ondas, efeito conseguido com seu próprio corpo e pela cimentação de detritos (ANDERSEN, 1992). Moluscos também podem ser engenheiros de ecossistemas, pois suas conchas afetam a estrutura de habitats bentônicos por alterar sua heterogeneidade, influenciando a disponibilidade de recursos para outros organismos. As conchas produzidas pelos moluscos podem ser utilizadas por outros organismos como refúgio contra predação, extremos de temperatura e a força da água (GUTIERREZ et al., 2003).

O ser humano é provavelmente o mais importante engenheiro alogênico, mas diversas outras espécies também têm essa característica. Herbívoros afetam a vegetação de várias maneiras, envolvendo tanto o efeito trófico quanto em outros tipos de interações. Wilby et al. (2001), em estudo realizado em Israel, observaram que a espécie *Hystrix indica* Kerr (Rodentia) (porco-espinho) escava o solo em busca de alimento, abrindo covas que acumulam sementes e outros materiais orgânicos e por isso contribui para o aumento da biomassa e riqueza de espécies de plantas nas covas. Já *Castor canadensis* Kuhl (Rodentia) (castor) corta troncos de árvores e utiliza para represar cursos de água, criando lagos. Wright et al. (2002) observaram, em estudo realizado nos Estados Unidos da América, que *C. canadensis* altera a distribuição e abundância de muitos organismos, inclusive aumentando o número de espécies de plantas herbáceas em cerca de 33%, quando comparado com áreas sem histórico de ocupação por castores.

Diversos insetos também são apontados como engenheiros de ecossistemas. Lill e Marquis (2003) e Vieira e Romero (2013), por exemplo, constataram que abrigos confeccionados por lagartas de lepidópteros em folhas são utilizados por diversas outras espécies de artrópodes, aumentando a riqueza e abundância de organismos nas plantas. Algumas espécies de cupins (Isoptera), ao construírem seus ninhos, influenciam as características do solo, afetando a disponibilidade de recursos para as plantas. Além disso, seus ninhos servem como abrigo para vários outros animais (ROSA, 2008). As formigas, por sua vez, possuem a capacidade de alterar as propriedades físicas e químicas do solo e podem influenciar a abundância e riqueza de diversos grupos de organismos (KING, 1977; FARJI-BRENER; GHERMANDI, 2000; NKEM, 2000; SCHULTZ; MCGLYNN, 2000; PASSOS; OLIVEIRA, 2004).

Formigas como engenheiras de ecossistemas

As formigas podem nidificar sobre plantas e na serapilheira, dentro de galhos e frutos e entre folhas e cascas de árvores (SOARES; SCHOEREDER, 2001; GOMES et al., 2013). Todavia,

muitas espécies constroem ninhos no solo, local onde a rainha e a prole são mantidas sob proteção em câmaras subterrâneas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). O ninho construído no solo é uma estrutura defensiva contra inimigos naturais. Além disso, protege as formigas contra intempéries e mantém condições de temperatura e umidade favoráveis (SCHULTZ; MCGLYNN, 2000). Ao construir esses ambientes, com características diferenciadas em comparação com o meio externo, as formigas agem como engenheiros de ecossistemas, pois criam micro-habitats que podem ser utilizados por diversas espécies de animais e de outros organismos (JAFFÉ, 1993; GUTIERREZ et al., 2003). As formigas que constroem ninhos no solo podem ser classificadas como engenheiros de ecossistemas alogênicos, pois alteram o ambiente através de meios mecânicos e, assim, alteram a disponibilidade de recursos para outros organismos (JONES et al., 1994).

A influência que as formigas exercem sobre o solo ainda é pouco conhecida, incluindo os efeitos na textura, porosidade e densidade do solo, na ciclagem de nutrientes e nos processos hidrológicos (LOBRY DE BRUYN, 1999). Na construção dos ninhos, as formigas movem as partículas do solo com as mandíbulas (HOLE, 1981). O movimento das partículas do solo realizado pelas formigas, processo conhecido como bioturbação, afeta as características do solo, incluindo sua textura e a distribuição dos nutrientes (WANG et al., 1995). Assim, a avaliação dos efeitos das atividades das assembleias de formigas sobre as características do solo deve incluir a análise das taxas de bioturbação, que podem ser influenciadas pelas espécies que compõem a assembleia e pela densidade, tamanho e longevidade dos ninhos escavados no solo (LOBRY DE BRUYN, 1999). A quantidade de solo submetida à bioturbação é expressiva em vários ecossistemas, sendo de 350 a 420 Kg/ha/ano em uma estepe no sudeste da Austrália, por exemplo (BRIESE, 1982). Wang et al. (1995) constataram que a formiga *Lasius neoniger* Emery, uma das espécies da mirmecofauna mais abundante nas regiões temperadas da América do Norte, poderia revirar os 30 cm superiores do solo de uma área coberta por grama a cada 1.000 anos.

As consequências das atividades das formigas sobre a textura do solo são variadas e vão desde o enriquecimento de argila a um aumento de material grosseiro (LOBRY DE BRUYN, 1999). Para Nkem (2000), as atividades de bioturbação e de forrageamento são duas das muitas maneiras que as formigas afetam as características do solo nos ninhos e em seu entorno. O autor observou em seu trabalho que o solo ao redor de montes de *Iridomyrmex greensladei* Shattuck, solos impactados pelas formigas, possuíam granulometria diferente dos locais não impactados pelas atividades. Já King (1977), comparando áreas de pastagem ao redor dos ninhos de *Lasius flavus* (F.) com ninhos da formiga, observou que os últimos apresentam um solo mais seco, com agregados menores, densidade menor e maiores extremos de temperatura.

As formigas que nidificam no solo também podem afetar a densidade de poros no solo. Seria esperado então que os canais ou galerias feitos pelas formigas contribuíssem para aumentar a aeração do solo e a infiltração da água, inclusive facilitando a recarga do lençol freático e diminuindo processos erosivos, através da diminuição do escoamento superficial. Também pode-se supor que os poros facilitariam o crescimento das raízes das plantas. Todavia, existem poucas evidências que confirmam esses fenômenos. Bioporos maiores que 1 mm de diâmetro têm sido apontados como responsáveis por esses benefícios (LOBRY DE BRUYN, 1999). Eldridge (1993) realizou estudo no semiárido da Austrália sob vegetação natural para avaliar a influência de ninhos de *Aphaenogaster barbigula* Wheeler sobre a infiltração da água. O estudo demonstrou que a água penetrou mais fundo no solo quando o diâmetro da entrada do ninho era maior. Lobry de Bruyn e Conacher (1994) constataram que os bioporos feitos por formigas em solos na Austrália possibilitaram que a infiltração da água fosse até seis vezes mais rápida. Já Denning et al. (1977) constataram que a condutividade do solo de ninhos de *Formica cinerea* Mayr é suficiente para a infiltração da precipitação máxima esperada durante um dia.

As formigas que constroem seus ninhos no solo alteram suas características ao revolvê-lo e ao levar material orgânico para sua alimentação no formigueiro (ALMEIDA, 2012). Briese (1982), estudando a assembleia de formigas de uma estepe no sudeste da Austrália, constatou que material animal e vegetal foi levado para os ninhos pelas formigas e misturado com o solo escavado, resultando no aumento da concentração de carbono, nitrogênio e fósforo na superfície do solo dos ninhos. Os resultados indicam que as atividades da mirmecofauna são importantes para a formação dos padrões de concentração de nutrientes do

solo. Nkem (2000) observou em seu trabalho que o solo ao redor de montes de *Iridomyrmex greensladei* Shattuck, solos impactados pelas formigas, apresentavam concentração de fósforo significativamente maior que os locais controle. Já Farji-Brener; Ghermandi (2000) constataram que os solos em volta dos ninhos de *Acromyrmex lobicornis* Emery eram mais férteis e com maior capacidade de reter umidade do que os solos vizinhos. Culver e Beattie (1983) observaram algumas diferenças significativas entre o solo de ninhos de *Formica canadensis* Santschi e de locais sem ninho. Concentrações médias significativamente maiores de fósforo e potássio foram encontradas nos solos dos ninhos em comparação com solos de áreas sem ninho. Cammeraat et al. (2002) estudaram os efeitos da atividade de *Messor bouvieri* Bondroit sobre a fertilidade e propriedades estruturais do solo em um semiárido na Espanha. Observaram que o pH foi maior nos locais controle que nos ninhos e as concentrações de fósforo, magnésio, nitrogênio e potássio e a porcentagem de matéria orgânica foram maiores nos ninhos que em locais adjacentes, sendo que todas as diferenças foram significativas. Já Seaman e Marino (2003) encontraram concentração de nitrato significativamente maior nos montes de *Solenopsis invicta* Buren que em locais sem ninho. Também Folgarait et al. (2002) verificaram que os solos dos montes de *Camponotus punctulatus* Mayr foram mais férteis do que o solo vizinho. Todavia, existem trabalhos onde não é constatada a influência da assembleia de formigas nas características do solo. Gomes et al. (2010), por exemplo, observaram que os atributos do solo em ambientes de restinga sob diferentes coberturas vegetais, em Sergipe, eram mais influenciados pelas características da vegetação que pela composição da assembleia de formigas.

As formigas participam da decomposição da matéria orgânica na superfície do solo ou em câmaras dentro do solo (LOBRY DE BRUYN, 1999). Entretanto, o impacto das formigas sobre a ciclagem de nutrientes não é extensivamente documentado. Em um dos poucos estudos que investigaram diretamente essa questão, Petal e Kusinska (1994) analisaram as condições ambientais em ninhos de formigas e constataram que as condições no ninho eram favoráveis à mineralização da matéria orgânica.

Estudos recentes descobriram interações entre formigas e bactérias (SANTOS et al., 2004; STOLL et al., 2007), mas os efeitos dessas interações sobre as propriedades do solo ainda são pouco conhecidos. Segundo Stadler et al. (2006), as formigas são conhecidas por modificar as propriedades físicas e químicas do solo e da serapilheira, especialmente nos seus ninhos. Os autores observaram que a atividade de *Formica polyctena* (Foerster), espécie dominante no estudo, tem um efeito sobre a atividade microbiana na camada de serapilheira, acelerando a decomposição.

Os resultados desses trabalhos demonstram que as formigas influenciam a disponibilidade de recursos para as plantas. Indicam também que os ninhos de algumas formigas podem ser locais mais propícios para o crescimento das plantas que locais sem ninhos, pois apresentam características favoráveis às plantas, como a maior fertilidade do solo.

Animais encontrados em ninhos de formigas poneromorfas

Dentre os animais que vivem nos ninhos de formigas, existem os que somente se aproveitam do habitat com condições relativamente constantes de temperatura e umidade (AGOSTI et al., 2000). Mas também existem espécies que se alimentam das formigas ou se aproveitam do seu trabalho, pois alguns roubam os alimentos das formigas ou fazem as formigas operárias lhes alimentar, sendo morfologicamente similares às formigas e possuindo odores parecidos com os das crias das formigas (JAFFÉ, 1993). Além disso, algumas espécies consomem os restos de alimento deixados pelas formigas ou os seus excrementos (JAFFÉ, 1993).

Vários animais são encontrados nos ninhos de formigas, principalmente artrópodes. Inclusive, existem algumas espécies de formigas que vivem nos ninhos construídos por outras espécies de formigas (VASCONCELLOS et al., 2004; PEIXOTO, 2006). Muitos artrópodes presentes nos ninhos são presas que foram capturadas pelas formigas (PEETERS et al., 1994; ANTONIALLI JR; GIANNOTTI, 2001). Como exemplo de presas encontradas nos ninhos pode-se citar cupins, dípteros, lepidópteros, aranhas, grilos, traças e outras formigas (ANTONIALLI JR; GIANNOTTI, 2001; PEETERS et al., 1994; VIEIRA et al., 2007). Por outro lado, muitas espécies são inquilinas (ANTONIALLI JR; GIANNOTTI, 2001; LAPOLA et al., 2003). Segundo Schultz; McGlynn (2000), artrópodes de vários táxons podem viver nos ninhos de formigas, incluindo Acari, Araeneae, Blattaria, Coleoptera, Collembola, Diptera, Diplopoda,

Homoptera, Hymenoptera, Isopoda, Lepidoptera, Neuroptera, Orthoptera, Pseudoscorpionida, Psocoptera e Thysanura. Sanchez-Pinero; Gomez (1995) encontraram 23 táxons de artrópodes associados aos ninhos de *Messor bouvieri* Bondroit, incluindo Coleoptera, Neuroptera, Isopoda e Diplopoda. Segundo Jaffé (1993), além de invertebrados, como as aranhas, ácaros e coleópteros, espécies de vertebrados também são encontrados nos ninhos de formigas, pois existem espécies de cobras que se alimentam de larvas de formigas e lagartixas e cobras que colocam ovos dentro dos ninhos.

Nos ninhos de formigas poneromorfas são encontradas diversas espécies de outros animais, que muitas vezes vivem nos ninhos como inquilinos (Tabela 29.I). Entre os táxons de animais que são encontrados com maior frequência nos ninhos de formigas poneromorfas estão Araneae, Gastropoda, Hemiptera, Isopoda, Isoptera, Orthoptera e outros Formicidae. Dez espécies de

TABELA 29.I – Organismos encontrados nos ninhos de formigas poneromorfas e a sua relação com elas

Espécies de formigas	Organismos encontrados nos ninhos	Relação	Referência
Dinoponera lucida	Araneae	Inquilino	Peixoto, 2006
	Chilopoda	Inquilino	
	Diplopoda	Inquilino	
	Gastropoda	Inquilino	
	Isopoda	Inquilino	
	Orthoptera	Inquilino	
	Formicidae: *Pheidole* sp.	Inquilino	
	Formicidae: *Dolichoderus imitator*	Inquilino	
	Formicidae: *Neoponera unidentata*	Inquilino	
	Formicidae: *Strumigenys elongata*	Inquilino	
	Formicidae: *Gnamptogenys acuminata*	Inquilino	
	Formicidae: *Mayaponera constricta*	Inquilino	
	Formicidae: *Rasopone arhuaca*	Inquilino	
	Formicidae: *Neoponera venusta*	Inquilino	
	Formicidae: *Sericomyrmex*	Inquilino	
	Formicidae: *Solenopsis virulens*	Inquilino	
Dinoponera quadriceps	Araneae: *Abapeba*	Inquilino	Vasconcellos et al., 2004
	Isoptera: *Embiratermes parvirostris*	Inquilino	
	Isoptera: *Anoplotermes*	Inquilino	
	Isoptera: *Aparatermes*	Inquilino	
	Gastropoda: *Leptinaria*	Inquilino	
	Formicidae: *Pheidole*	Inquilino	
Ectatomma edentatum	Hemiptera: Cydnidae	Inquilino	Antonialli Jr. e Giannotti, 2001
	Formicidae: Myrmicinae	Inquilino/ Presa	
	Coleoptera: Anobiidae	Inquilino	
	Larvas de Diptera	Presa	
	Larvas de Lepidoptera	Presa	
	Isoptera: Termitidae	Inquilino/ Presa	
	Araneae	Presa	
Ectatomma brunneum	Isopoda	Inquilino	Lapola et al., 2003
	Ácaros	Inquilino	
Ectatomma vizottoi	Artrópodes	Presas	Vieira et al., 2007
	Isopoda	Inquilino	
	Diplopoda	Inquilino	
Harpegnathos saltator	Orthoptera	Presa	Peeters et al., 1994
	Traças	Presa	
	Araneae	Presa	
	Isopoda	Inquilino	
	Larvas de Diptera: Milichiidae	Inquilino	
Leptogenys distinguenda	Gastropoda: *Allopeas myrmekophilos*	Inquilino	Witte et al., 2002
Pachycondyla striata	Blattaria	Presa	Silva-Melo e Giannotti 2010
	Formicidae: *Solenopsis saevissima*	Inquilino	
	Formicidae: *Hypoponera* sp.	Inquilino	
	Larvas de Coleoptera	Inquilino	
	Diplopoda: *Pseudonannolene tricolor*	Inquilino	
	Isoptera: *Anoplotermes* sp.	Inquilino	

formigas foram encontradas como inquilinas em ninhos de *Dinoponera lucida* Emery, além de outros grupos de artrópodes e um gastrópode (PEIXOTO, 2006). Em ninhos de *Dinoponera quadriceps* Santschi também foram encontrados espécimes de Gastropoda (*Leptinaria*), além de três gêneros de Isopoda, um de Araneae e um de Formicidae, do gênero *Pheidole* (VASCONCELLOS et al., 2004). Witte et al. (2002) constataram que *Allopeas myrmekophilos* Janssen (Gastropoda, Pulmonata) produz uma substância que atrai a formiga *Leptogenys distinguenda* (Emery), que carrega os gastrópodes para o seu ninho. Peeters et al. (1994) encontraram isópodes e larvas de Diptera vivendo como inquilinos em ninhos de *Harpegnathos saltator* Jerdon.

Em ninhos de *Ectatomma edentatum* Roger foram encontrados hemípteros (Cydnidae), coleópteros, cupins e uma espécie de formiga da subfamília Myrmicinae vivendo como inquilinos (ANTONIALLI JR; GIANNOTTI, 2001). Hemípteros da família Cydnidae também foram observados nos ninhos de *Ectatomma opaciventre* Roger vivendo como inquilinos e são considerados não palatáveis pelas formigas em função de suas glândulas de odores, que são repulsivos (ANTONIALLI JR; GIANNOTTI, 1997). Cabe ressaltar que hemípteros da família Cydnidae também foram observados como inquilinos em formigueiros de *Acromyrmex rugosus* (F. Smith) (SOARES et al., 2006). Nos ninhos de *Ectatomma brunneum* F. Smith os inquilinos encontrados foram os isópodes e ácaros (LAPOLA et al., 2003) e nos ninhos de *Ectatomma vizottoi* Almeida foram isópodes e diplópodes (VIEIRA et al., 2007).

Assim, as formigas poneromorfas que nidificam no solo criam habitats para outras espécies de animais, especialmente outros artrópodes. Desse modo, suas atividades se tornam importantes para a manutenção da biodiversidade.

Efeitos das formigas poneromorfas sobre as propriedades físicas e químicas do solo

As formigas poneromorfas constroem seus ninhos principalmente no solo, embora algumas possam fazer em troncos caídos, na serapilheira e em árvores (JIMÉNEZ et al., 2007). Os ninhos não possuem estrutura muito complexa e as câmaras mais profundas de espécies de *Pachycondyla* e *Ectatomma* podem estar a cerca de 1 metro da superfície (e.g. ANTONIALLI JR; GIANNOTTI, 2001; MEDEIROS; OLIVEIRA, 2009). Na construção dos ninhos, cada colônia de *P. striata* pode revolver, em média, 1,26 kg de solo de floresta (N=3) (SILVA-MELO ; GIANNOTTI, 2010; PORTUGAL et al., 2010). Levando-se em conta que um hectare de floresta pode ter até 172 colônias (ALMEIDA, 2012), isso daria 216 kg/ha de solo revolvido por uma única espécie. Ao revolver o solo para construção dos ninhos, as formigas poneromorfas alteram sua estrutura. Passos e Oliveira (2004), por exemplo, constataram que a penetrabilidade do solo sobre ninhos de *Odontomachus chelifer* (Latreille) foi maior que em locais sem ninho.

A dieta de formigas poneromorfas pode ser bem variada; no entanto, alguns autores se referem às poneromorfas como formigas caçadoras (JÍMENEZ et al., 2007). De fato, muitas espécies de poneromorfas atuam como predadores, mas em alguns casos bem documentados, espécies de poneromorfas são vistas muito mais vezes agindo como coletoras do que como predadores (MEDEIROS; OLIVEIRA, 2009). Os itens alimentares coletados por essas formigas são principalmente artrópodes mortos, mas elas também podem coletar material vegetal. A coleta de frutos e sementes por *Pachycondyla striata* e *Odontomachus chelifer* é muito bem documentada (PASSOS; OLIVEIRA, 2002, 2004; ALMEIDA et al., 2013). Talvez o melhor fosse se referir às poneromorfas como formigas caçadoras e coletoras, ao invés de apenas caçadoras. O transporte para os ninhos e o processamento desses alimentos podem influenciar as características químicas e físicas dos solos dos ninhos. Além disso, o transporte de frutos e sementes pode facilitar a germinação e aumentar o recrutamento de plântulas sobre os ninhos ou nos arredores (PASSOS; OLIVEIRA, 2002, 2004).

Poucas espécies de formigas poneromorfas já foram estudadas em relação aos seus efeitos sobre a química do solo. Amostras de solo retiradas de ninhos de *Pachycondyla striata* encontrados em floresta de restinga no litoral paulista revelaram maiores concentrações de nitrogênio, fósforo, boro e ferro do que solos vizinhos (PASSOS; OLIVEIRA, 2002). Amostras de solo retiradas no mesmo local, mas de ninhos de *O. chelifer*, apresentaram concentrações significativamente maiores de cálcio, fósforo, potássio e matéria orgânica (PASSOS; OLIVEIRA, 2004). Além disso, houve menor concentração de alumínio e maior pH nessas amostras.

Os efeitos sobre a estrutura física do solo, aliado ao aumento das concentrações de vários

nutrientes e o uso de frutos na dieta pelas formigas poneromorfas podem agir em conjunto para aumentar a diversidade de plantas nos arredores dos ninhos, como observado em ambientes de floresta (ALMEIDA, 2012). Sendo assim, essas formigas adquirem papel relevante em ecossistemas de florestais e sua ausência pode retardar o processo de sucessão ecológica.

Perspectivas de estudos sobre formigas como engenheiras de ecossistemas

Existem poucos estudos que descrevem a influência dos engenheiros de ecossistemas em diferentes habitats (LILL; MARQUIS, 2003). Contudo, é possível que algumas questões sejam mais relevantes no momento e devem ser priorizadas como objeto de estudo. Uma dessas questões é apontada por Reichman; Seabloom (2002), que mencionam que a alteração física do meio ambiente realizada por organismos é generalizada, então as pesquisas mais produtivas neste momento teriam o objetivo de quantificar a força destas interações em sistemas ecológicos. Os autores sugerem investigar a existência de sistemas em que os impactos dos engenheiros de ecossistemas são particularmente fortes ou persistentes. No caso das formigas, estudos podem ser desenvolvidos com o intuito de avalizar se as alterações provocadas no solo são significativas nos ecossistemas e se perduram por longos períodos.

Pelas atividades dos engenheiros de ecossistemas aumentarem a complexidade estrutural do ambiente, esses organismos são apontados como importantes para a manutenção da diversidade biológica em vários habitats (WRIGTH et al., 2002). Todavia, os estudos sobre a importância desses organismos para a conservação da biodiversidade são escassos. A maioria dos trabalhos aborda os efeitos no ambiente físico e como esses efeitos influenciam as comunidades bióticas, mas não avaliam os efeitos negativos que podem ser gerados caso os engenheiros de ecossistemas sejam extintos de seus respectivos habitats. Assim, também são necessários estudos que avaliem a influência da perda de engenheiros de ecossistemas sobre a biodiversidade. Diversos autores observaram que certas espécies de plantas podem estar associadas a ninhos de formigas (KING, 1977; CULVER; BEATTIE, 1983; FOLGARAIT et al., 2002). A perda de espécies de formigas pode, então, afetar negativamente as assembleias de plantas e ocasionar a perda de biodiversidade.

Referências

AGOSTI, D.; MAJER, J. D.; ALONSO L. E.; SHULTZ, T. R. 2000. **Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity.** Washington and London: Smithsonian Institution Press, 2000. 280p.

ALMEIDA, F. S. **Formigas Como Engenheiras de Ecossistemas: Influência Sobre as Características Químicas do Solo e a Distribuição de Sementes e Plantas**. Tese de Doutorado, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ. 2012. 69p.

ALMEIDA, F. S.; MAYHÉ-NUNES, A. J.; QUEIROZ, J. M. The Importance of poneromorph ants for seed dispersal in altered environments. **Sociobiology**, v. 60, p. 229-235, 2013.

ANDERSEN, R. A. Diversity of eukaryotic algae. **Biodiversity and Conservation**, v. 1, p. 267-292, 1992.

ANTONIALLI JR., W. F.; GIANNOTTI, E. Nest architecture and population dynamics of the Ponerinae ant *Ectatomma opaciventre* Roger (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Advanced Zoology**, v. 18, p. 64-71, 1997.

ANTONIALLI JR., W. F.; GIANNOTTI, E. Nest architecture and population dynamics of the Ponerine ant *Ectatomma edentatum* (Hymenoptera, Formicidae). **Sociobiology**, v.38, 2001.

BONNET, A.; CURCIO, G. R.; GALVÃO, F.; KOZERA, C. Diversidade e distribuição espacial de bromeliáceas epifíticas do altíssimo rio Tibagi – Paraná – Brasil. **Floresta**, v. 40, p. 71-80, 2010.

BRIESE, D. T. The effect of ants on the soil of a semi-arid saltbush habitat. **Insectes Sociaux**, v. 29, p. 375-386, 1982.

CAMMERAAT, L. H.; WILLOTT, S. J.; COMPTON, S. G.; INCOLL, L. D. The effects of ants` nest on the physical, chemical and hydrological properties of a rangeland soil in semi-arid Spain. **Geoderma**, v. 105, p. 1-20, 2002.

CULVER, D. C.; BEATTIE, A. J. Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado montane meadow. **Ecology**, v. 64, p. 485-492, 1983.

DENNING, J. L.; HOLE, F. D.; BOUMA, J. Effects of *Formica cinerea* on a wetland soil on West Blue Mound, WI. In: DEWIT, C. B.; SOLOWAY, E. (Eds.). **Wetlands Ecology: Values and Impacts**. Madison: Proc. Waubesa Conf. on Wetlands. University of Wisconsin, Madison, 1977. p. 276-287.

ELDRIDGE, D. J. 1993. Effect of ants on sandy soils in semi-arid eastern Australia – local distribution of nest entrances and their effect on infiltration water. **Australian Journal of Soil Research**, v. 31, p. 509-518, 1993.

FARJI-BRENER, A. G.; GHERMANDI, L. 2000. Influence of nests of leaf-cutting ants on plant species diversity in road verges of northern Patagonia. **Journal of Vegetation Science**, v. 11, p. 453-460, 2000.

FOLGARAIT, P. J.; PERELMAN, S.; GOROSITO, N.; PIZZIO, R.; FERNANDEZ, J. Effects of *Camponotus punctulatus* ants on plant community composition and soil properties across land-use histories. **Plant Ecology**, v. 163, p. 1-13, 2002.

GOMES, D. S.; ALMEIDA, F. S.; VARGAS, A. B.; QUEIROZ, J. M. Resposta da assembleia de formigas na interface solo-serapilheira a um gradiente de alteração ambiental. **Iheringia, Série Zoologia**, v. 103,p. 104-109, 2013.

GOMES, J. B. V.; BARRETO, A. C.; MICHEREFF FILHO, M.; VIDAL, W. C. L.; COSTA, J. L. S.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; CURI, N. Relações entre atributos do solo e atividades de formigas em restingas. **Revista Brasileira de Ciência do Solo,** v. 34, p. 67-78, 2010.

GUTIERREZ, J. L., JONES, C. G., STRAYER, D. L., IRIBARNE, O. O. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. **Oikos**, v. 101, p. 79-90, 2003.

HOLE, F. D. Effects of animals on soil. **Geoderma**, v. 25, p. 75-112. 1981.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Massachusets: The Belknap Press of Harvard University Press, 1990. 733 p.

JAFFÉ, K. **El mundo de las Hormigas**. Maracay: Editorial Equinoccio, 1993. 188p.

JIMÉNEZ E.; FERNÁNDEZ F.; ARIAS T.M.; LOZANO-ZAMBRANO F. H. 2007. **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia.** Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2007. 622 p.

JONES, C. G.; LAWTON, J. H.; SHACHAK, M. Organisms as ecosystem engineers. **Oikos**, v.69, p. 373-386, 1994.

JUNQUEIRA, L. K.; DIEHL, E.; DIEHL-FLEIG, E. 2001.Formigas (Hymenoptera: Formicidae) visitantes de *Ilex paraguariensis* (Aquifoliaceae). **Neotropical Entomology**, v. 30, p. 161-164, 2001.

KING, T. J. The plant ecology of ant-hills in calcareous grassland: I. patterns of species in relation to ant-hills in southern England. **The Journal of Ecology**, v. 65, p. 235-256, 1977.

LAPOLA, D. M.; ANTONIALLI JÚNIOR, W. F.; GIANNOTTI, E. Arquitetura de ninhos da formiga neotropical *Ectatomma brunneum* F. Smith, 1858 (Formicidae, Ponerinae) em ambientes alterados. **Revista Brasileira de Biociências**, v.5, p.177-188, 2003.

LILL, J. T., MARQUIS, R. J. Ecosystem engineering by caterpillars increases insect herbivore diversity on white oak. **Ecology**, v. 84, p. 682-690, 2003.

LOBRY DE BRUYN, L. A. Ants as bioindicators of soil function in rural environments. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 74, p. 425-441, 1999.

LOBRY DE BRUYN, L. A.; CONACHER, A. J. The effect of ant biopores on water infiltration in soils in undisturbes bushland and in farmland in a semi-arid environment. **Pedobiologia,** v. 38, p. 193-207, 1994.

MEDEIROS, F. N. S.; OLIVEIRA, P. S. Season-dependent foraging patterns: case study of a Neotropical forest-dwelling ant (*Pachycondyla striata*; Ponerinae). In: STEFAN JARAU; MICHAEL HRNCIR. (Org.). **Food Exploitation by Social Insects: Ecological, Behavioral, and Theoretical Approaches.** Boca Raton: Taylor; Francis Group, 2009. p. 81-95.

NKEM, J. N.; LOBRY DE BRUYN, L. A.; GRANT, C. D.; HULUGALLE, N. R. The impact of ant bioturbation and foraging activities on surrounding soil properties. **Pedobiologia**, v. 44, p. 609-621, 2000.

PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Ants affect the distribution and performance of *Clusia criuva* seedlings, a primarily bird-dispersed rain forest tree. **Journal of Ecology**, v. 90, p. 517–528, 2002.

PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Interactions between ants and fruits of *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in a Brazilian sand plain rain forest: ant effects on seeds and seedling. **Oecologia**, v. 139, p. 376-382, 2004.

PEETERS, C.; HOLLDOBLER, B.; MOFFETT, M.; MUSTHAK ALI, T.M. "Wall-papering" and elaborate nest architecture in the ponerine ant *Harpegnathos saltator*. **Insectes Sociaux**, v. 41, p. 211-218, 1994.

PEIXOTO, A.V. **Conhecimento Sobre a Bioecologia e o Comportamento de *Dinoponera lucida*, Emery (Formicidae: Ponerinae)**. Dissertação (Mestrado), Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Biológicas, 2006. 77f.

PETAL, J.; KUSINSKA, A. Fractional composition of organic matter in the soil of anthills and of the environment of meadows. **Pedobiologia**, v. 38, p. 493-501, 1994.

PORTUGAL, A.F., COSTA, O. D. V.; DA COSTA, L. M. Propriedades físicas e químicas do solo em áreas com sistemas produtivos e mata na região da zona da mata mineira. **Revista Brasileiira de Ciências do Solo**, v. 34, p. 575-585, 2010.

REICHMAN, O. J.; SEABLOOM, E. W. Ecosystem engineering: a trivialized concept? Response from Reichman and Seabloom. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 17, p. 308, 2002.

REIS, J. R. M.; FONTOURA, T. Diversidade de bromélias epífitas na Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra do Teimoso – Jussari, BA. **Biota Neotropica**, v.9, p. 73-79, 2009.

ROSA, C. S. **Interações Entre Cupins (Insecta: Isoptera) e Termitófilos**. Dissertação, Universidade Federal de Viçosa, Mestre em Ciências, 2008. 51p.

SANCHEZ-PINERO; F.; GOMEZ, J. M. Use of ant-nest debris by darkling beetles and other arthropod species in an arid system in south Europe. **Journal of Arid Environments**, v. 31, p. 91–104, 1995.

SANTOS, A. V.; DILLON, R. J.; DILLON, V. M.; REYNOLDS, S. E.; SAMUELS, R. I. Ocurrence of the antibiotic producing bacterium *Burkholderia* sp. in colones of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. **FEMS Microbiology Letters**, v. 239, p. 319-323, 2004.

SCHULTZ, T. R.; MCGLYNN, T. P. The interactions of ants with other organisms. In: AGOSTI, D.; MAJER, J.D.; ALONSO L.E.; SHULTZ, T.R. **Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity**. Washington and London, Smithsonian Institution Press, 2000. p. 35-44p.

SEAMAN, R. E.; MARINO, P. C. Influence of mound building and selective seed predation by the red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) on an old-field plant assemblage. **Journal of the Torrey Botanical Society**, v. 130, p. 193-201, 2003.

SILVA-MELO, A.; GIANNOTTI, E. Nest architecture of Pachycondyla striata Fr. Smith, 1858 (Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux**, v. 57, p. 17-22, 2010.

SOARES, I. M. F.; DELLA LUCIA, T. M. C.; SANTOS, A. A.; NASCIMENTO, I. C.; DELABIE, J. H. C. Caracterização de ninhos e tamanho de colônias de *Acromyrmex rugosus* (F. Smith) (Hymenoptera, Formicidae, Attini) em restingas de Ilhéus, BA, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 50, p. 128-130, 2006.

SOARES, S. M.; SCHOEREDER, J. H. Ant-nest distribution in a remmant of tropical rainforest in southeastern Brazil. **Insectes Sociaux**, v. 48, p. 280-286, 2001.

STADLER, B.; SCHRAMM, A.; KALBITZ, K. Ant-mediated effects on spruce litter decomposition, solution chemistry, and microbial activity. **Soil Biology; Biochemistry**, v. 38, p. 561-572, 2006.

STOLL, S.; GADAU, J.; GROSS, R.; FELDHAAR, H. Bacterial microbiota associated with ants of the genus *Tetraponera*. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 90, p. 399-412, 2007.

VARGAS, A. B.; MAYHÉ-NUNES, A. J.; QUEIROZ; J. M.; SOUZA, G. O.; RAMOS, E. F. Efeitos de fatores ambientais sobre a mirmecofauna em comunidade de Restinga no Rio de Janeiro, RJ. **Neotropical Entomology**, v. 36, p. 28-35, 2007.

VASCONCELLOS, A.; SANTANA, G. G.; SOUZA, A. K. Nest spacing and architecture, and swarming of males of *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae) in a remnant of the Atlantic Forest in northeast Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 64, p. 357-362, 2004.

VIEIRA, A. S.; ANTONIALLI-JUNIOR, W. F.; FERNANDES, W.D. Modelo arquitetônico de ninhos da formiga *Ectatomma vizottoi* Almeida (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 51, p. 489-493, 2007.

VIEIRA, C.; ROMERO, G. Q. Ecosystem engineers on plants: indirect facilitation of arthropod communities by leaf-rollers at different scales. **Ecology**, v. 94, p. 1510-1518, 2013.

WANG, D.; MCSWEENEY, K.; LOWERY, B.; NORMAN, J. M. Nest structure of ant *Lasius neoniger* Emery and its implications to soil modification. **Geoderma**, v. 66, p. 259-272, 1995.

WILBY, A.; SHACHAK, M.; BOEKEN, B. 2001. Integration of ecosystem engineering and trophic effects of herbivores. **Oikos**, v. 92, p. 436-444, 2001.

WILBY, A. Ecosystem engineering: a trivialized concept? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 17, p. 307, 2002.

WITTE, V.; JANSSEN, R.; EPPENSTEIN, A.; MASCHWITZ, U. *Allopeas myrmekophilos* (Gastropoda, Pulmonata), the first myrmecophilous mollusk living in colonies of the ponerine army ant *Leptogenys distinguenda* (Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux**, v. 49, p 301-305, 2002.

WRIGHT, J. P., JONES, C. G., FLECKER, A. S. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. **Oecologia**, v. 132, p. 96-101, 2002.

30

Conservação de Poneromorfas no Brasil

Sofia Campiolo, Natalia Araújo do Rosário,
Gil Marcelo Reuss Strenzel, Rodrigo M. Feitosa, Jacques H. C. Delabie

Resumo

Examinamos quais são os principais fatores que afetam hoje em dia a conservação das poneromorfas no contexto geral, em particular espécies comuns nas florestas tropicais. Também procuramos discutir as razões que fazem com que algumas dessas formigas estejam se tornando ameaçadas de extinção. No recentemente finalizado processo nacional de avaliação do estado de conservação da fauna pelo *Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade* (ICMBio), 13 formigas constam da Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção, Portaria MMA 444/2014 (MMA, 2014), dentre as 1173 espécies incluídas nessa lista no Brasil. Entre as formigas, principalmente devido à perda de habitat, constam uma Amblyoponinae: *Stigmatomma cleae*, uma Ectatomminae: *Gnamptogenys wilsoni* e duas Ponerinae: *Anochetus oriens* e *Dinoponera lucida*. Paralelamente às questões de conservação, examinamos o caso de poneromorfas como agentes de invasões biológicas, fenômeno que tem requerido a atenção dos conservacionistas nos últimos 30 anos. Há mais de uma centena de espécies de formigas invasivas registradas no planeta, mas as poneromorfas aparecem no momento como relativamente marginais nesse processo. Finalmente, analisamos, através do exemplo de *Dinoponera lucida*, as consequências possíveis das mudanças climáticas sobre a conservação desta espécie no Brasil.

CAMPIOLO, Sofia; ROSÁRIO, Natalia Araújo do; STRENZEL, Gil Marcelo Reuss; FEITOSA, Rodrigo M.; DELABIE, Jacques H. C. Conservação de Poneromorfas no Brasil. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. **As formigas poneromorfas do Brasil**. Ilhéus: Editus, 2015. p. 447-462.

Abstract

Conservation of poneromorph ants in Brazil - This chapter examines what are the main factors that currently affect the conservation of poneromorphs in general, particularly species those species that are common in tropical forests. We also seek to discuss the reasons that cause some of these ants to become endangered, In the recently completed national process that evaluated the state of fauna conservation by the Brazilian Chico Mendes Institute for Biodiversity Conservation (ICMBIO), 13 ants entered the national list of threatened species (ICMBio Decret 444/2014), among the 1173 species of organisms that fall into this category in Brazil. Regarding the ants, the threat comes mainly from habitat loss, as exemplified by: the Amblyoponinae - *Stigmatomma cleae* Delabie, 2002; the Ectatomminae - *Gnamptogenys wilsoni* Lattke, 2007; and two Ponerinae - *Anochetus oriens* Kempf, 1964 and *Dinoponera lucida* Emery, 1901. Parallel to conservation issues, we examine the case of poneromorphs as agents of biological invasions, a phenomenon that has drawn the attention of conservationists over the past 30 years. More than a hundred species of invasive ants are currently recorded on the planet, but at this time poneromorphs appear as relatively marginal in this process. Finally, we analyze through the example of *Dinoponera lucida*, the possible consequences of climate change on this ant in Brazil.

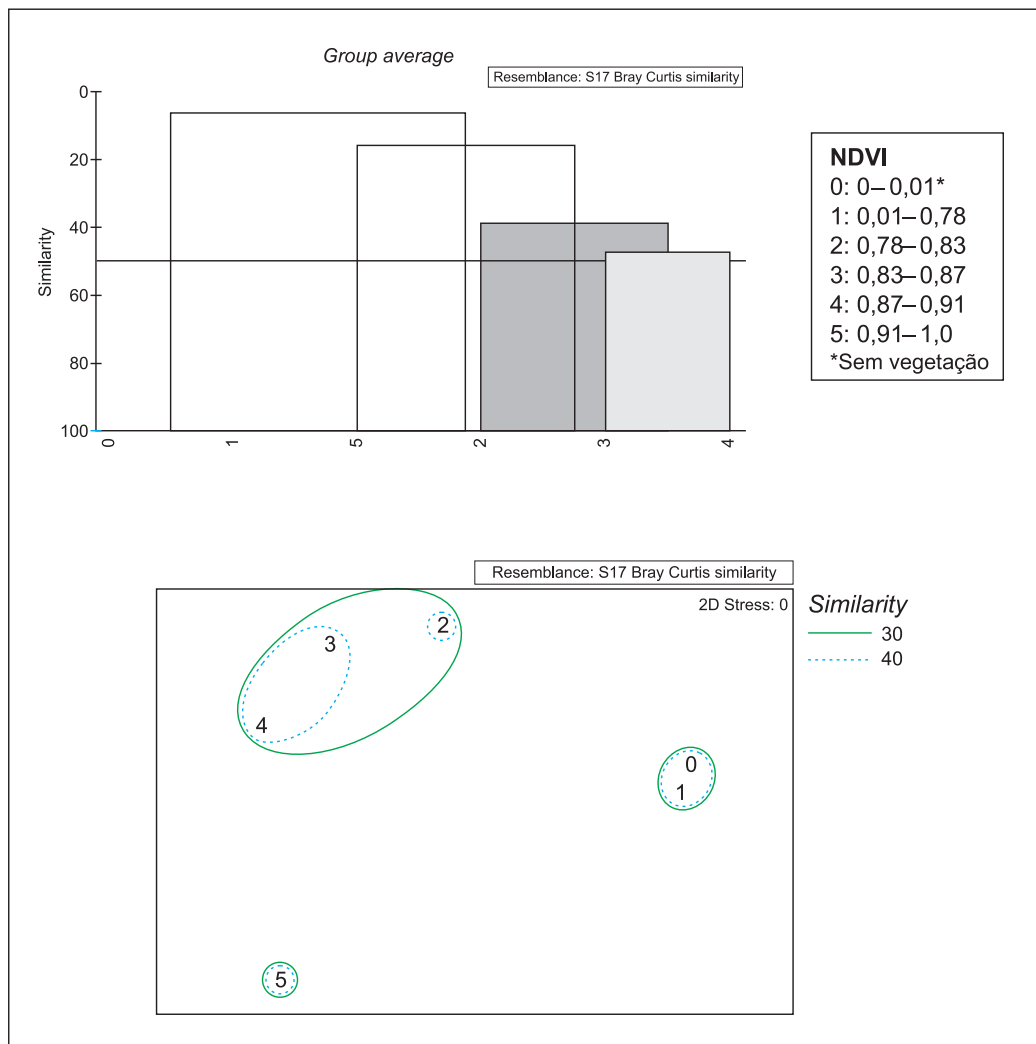
Introdução

No recentemente finalizado processo nacional de avaliação do estado de conservação da fauna, realizado pelo *Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade* (ICMBio), 13 espécies de formigas foram incluídas na Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção, dentre as 1173 espécies ameaçadas de extinção do Brasil. Entre elas, principalmente devido à perda de habitat, constam uma Amblyoponinae, uma Ectatomminae e duas Ponerinae (BRASIL-MMA, 2014). Examinamos a seguir quais são as razões que fazem com que espécies como essas tenham se tornado ameaçadas, quais são os principais fatores que podem afetar hoje em dia a conservação das poneromorfas (em geral, não somente as espécies inseridas na Portaria do ICMBio) e, finalmente, analisamos, através de um exemplo, as consequências possíveis das mudanças climáticas sobre essas formigas no Brasil.

Preferências de Ponerinae para os habitats de tipo florestal: caso do sudeste da Bahia

Os dados referentes à presença de espécies do antigo gênero *Pachycondyla* (*sensu* BOLTON, 2003) foram distribuídos no espaço, empregando o software ArcGis 9.3, com base nas coordenadas geográficas dos locais de amostragem, levantadas a partir das etiquetas do material entomológico conservado na coleção do Laboratório de Mirmecologia do Centro de Pesquisa do Cacau (CPDC). O mapa de Índice Normalizado de Vegetação (NDVI, TUCKER, 1979) do estado da Bahia foi calculado a partir de médias mensais de NDVI obtidas durante 18 anos de observação (1982 a 2000), disponíveis em <http://edit.csic.es/Soil-Vegetation-LandCover.html>, com o Raster Calculator do ArcGis 9.3. Este índice avalia a integridade da vegetação, considerando que a área de estudo era originalmente coberta por florestas, pois quanto mais densa a cobertura vegetal, maior o índice. Os dados de ocorrência das Ponerinae aqui estudadas foram então organizados por classes de NDVI. As classes foram estabelecidas a partir do método de otimização de Jenks (BOS, 1973), o qual forma grupos internamente homogêneos e assegura a heterogeneidade entre classes. Em seguida, os dados agrupados por classe de NDVI foram usados para construção de uma matriz de similaridade, com base no índice de Bray-Curtis, e submetidos a análises de agrupamento (cluster) e escalonamento multidimensional (MDS), com o software Primer 6 (Figura 30.1).

Apesar de alguns vieses devido à localização dos pontos de amostragens não regularmente distribuídos na região originalmente coberta pela

FIGURA 30.1 - Análise de agrupamento (cluster) e Escalonamento Multidimensional (MDS) realizados a partir da distribuição dos dados conservados na coleção CPDC e referentes a 34 espécies e morfoespécies de Ponerinae do sudeste da Bahia (*Pachycondyla* sensu Bolton, 2003, atualmente distribuídas entre os gêneros *Cryptopone*, *Mayaponera*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Pseudoponera* e *Rasopone*) por classes do Índice Normalizado de Vegetação (NDVI), com base no índice de similaridade de Bray-Curtis.

Mata Atlântica, os resultados (Figura 30.1) apontam que essas formigas distribuem-se preferencialmente em áreas com cobertura vegetal mais fechada, tais como florestas (floresta de restinga, floresta ombrófila densa, florestas estacionais deciduais e semideciduais) ou agroflorestas do tipo cacauais, determinados tipos de cafezais ou, ainda, cultivos consorciados (DELABIE et al., 2013). Tudo indica que a conservação de áreas com cobertura de tipo florestal que se assemelhem à vegetação original é determinante para a preservação desse grupo de formigas (estendemos a generalização das observações realizadas com essas Ponerinae a todas as poneromorfas). Considerando que a grande maioria dessas formigas é predadora, algumas delas extremamente especializadas, elas se tornam muito dependentes dos estratos da vegetação onde predominam suas presas potenciais, que são, em geral, muito mais abundantes na serapilheira ou no subsolo (ver DELABIE et al., 2000, 2007). A eliminação drástica ou a erosão parcial desse estrato rico em matéria orgânica em decomposição, sementes ou plântulas, é provocada, em diversos graus de intensidade, pelo uso das áreas para fins agrícolas, raleamento da floresta para o cultivo tradicional do cacaueiro, pela extração de madeira, pisoteamento pelo gado ou mesmo perturbações de origem humana como o fogo "controlado" ou não, além do forrageamento de aves domésticas e suínos na proximidade de estabelecimentos humanos (casas de trabalhadores rurais, por exemplo) (SCHROTH et al., 2011;

CASSANO et al., 2014). Tudo isso contribui com a diminuição dos recursos disponíveis para as guildas de formigas predadoras, às quais pertencem as poneromorfas ou ainda as formigas-de-correição (DELABIE et al., 2007; SCHROTH et al., 2011; BRANDÃO et al., 2012), com drásticas consequências sobre as populações que vão diminuindo e se isolando, sem que as consequências dessa degradação ambiental atual e em processo de aceleração sobre a diversidade biológica sejam ainda plenamente compreendidas.

Poneromorfas e invasões biológicas

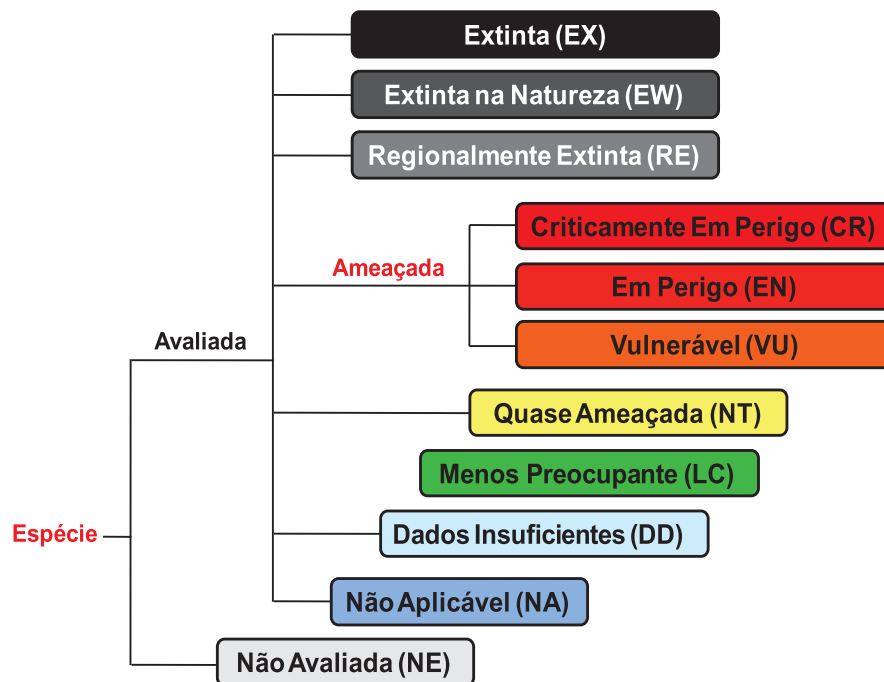
Paralelamente às questões anteriormente mencionadas, as invasões biológicas, como fatores maiores capazes de desequilibrar a biota, têm requerido a atenção dos conservacionistas, sobretudo nos últimos 30 anos (ver, por exemplo, SAX et al., 2005; PASCAL et al., 2006; para as formigas: HOLWAY et al., 2002). Há mais de uma centena de espécies de formigas (MCGLYNN, 1999) envolvidas nesses processos e as que têm exigido maior atenção são as Dolichoderinae (por exemplo, *Linepithema humile*, *Tapinoma melanocephalum* e *Technomyrmex difficilis*), Formicinae (por exemplo, *Anoplolepis gracilipes, Brachymyrmex patagonicus* ou *Paratrechina longicornis*), Myrmicinae (por exemplo, *Pheidole megacephala*, *Monomorium pharaonis, Solenopsis invicta* ou *Wasmannia auropunctata*). Contudo, informações sobre poneromorfas introduzidas são escassas, embora várias espécies deste grupo tenham este potencial, ainda que discretamente. Podemos citar o único caso da formiga eurasiática *Hypoponera punctatissima* (ROGER, 1859) (DELABIE; BLARD, 2002) que ocorre em São Paulo. A africana *Palthotyreus tarsatus* (FABRICIUS, 1798) foi também sinalizada para São Paulo e Pará, mas esses registros são muito duvidosos (erro de rotulagem no primeiro caso e confusão com *Neoponera commutata*, no segundo) (MacKay; MacKay, 2010; <http://www.antwiki.org/wiki/Paltothyreus> consultado em 10/03/2015). *Brachyponera chinensis* (EMERY, 1895) e *Hypoponera ergatandria* (Forel, 1893) são exóticas na Região Neártica (a primeira, MACKAY; MACKAY, 2010) e no Caribe (a segunda, SEIFERT, 2013). Por sua vez, a mirmecofauna neotropical tem contribuído com poneromorfas introduzidas em outras regiões do planeta: *Gnamptogenys porcata*, *Hypoponera opaciceps*, *Odontomachus haematodus*, *Pseudoponera stigma*, citando somente as espécies neotropicais que ocorrem em outras regiões biogeográficas e apontadas por McGlynn (1999) (excluindo as que ocorrem na Flórida ou no Caribe, além das áreas distintas da própria Região Neotropical). Não há nenhuma evidência de que essas poneromorfas exóticas apresentem características biológicas típicas das demais formigas invasoras mais agressivas, tais como a baixa agressividade intracolonial, poliginia, dominância ecológica e facilidade de dispersão, características estas que levaram essas formigas a receber a designação de "*tramp ants*" (formigas vagabundas) (PASSERA, 1994). Eventuais interações entre as poneromorfas invasivas e os organismos nativos (incluindo outras formigas) ainda estão para serem estudadas e não podem ser ignoradas numa visão conservacionista.

Critérios da IUCN para conservação da diversidade biológica e as poneromorfas categorizadas com ameaçadas no Brasil

Para a análise do estado de conservação da fauna, tanto no processo nacional, quanto nos estaduais, utilizam-se os critérios da União Internacional de Conservação da Natureza - UICN (www.iucn.org), que, basicamente, se apoiam em dados sobre variações na distribuição e populações e as ameaças existentes. A UICN é a primeira organização não governamental global e, entre outras linhas de atuação, avalia o estado de conservação de espécies há mais de 50 anos. Seus critérios e categorias estabelecidos para este fim são internacionalmente utilizados e reconhecidos (IUCN, 2014).

Qualquer espécie pode ser enquadrada nas categorias IUCN (Figura 30.2). A primeira subdivisão se refere a se a espécie foi ou não avaliada. Tendo sido avaliada, caso não tenha dados suficientes para uma análise de risco adequada, é enquadrada na categoria "Dados Deficientes" (DD). Caso os dados sejam suficientes para uma análise de risco, existe uma categorização que vai do menor ao maior risco, ou seja, LC ("*Least Concern*" ou pouco preocupante), NT ("*Near Threathened*" ou quase ameaçada), passando pelas categorias de ameaça (VU "Vulnerável", EN "Em Perigo" e CR "Criticamente em Perigo"), seguida por EX "Extinta".

É importante atentar ao fato de que, em decorrência das análises de estado de conservação, espécies são frequentemente categorizadas como "Deficientes de Dados" (DD) em análises nacionais

FIGURA 30.2 - Estrutura das categorias utilizadas em nível regional, para avaliação de risco de extinção de espécies. (Traduzido de IUCN, 2010). As categorias Não Aplicável (NA) e Regionalmente extinta (RE) são aplicáveis apenas para análises regionais (sub globais).

e estaduais. Esta categoria indica que não há dados disponíveis suficientes para avaliar o grau de risco ao qual as espécies estão submetidas. Sendo assim, na análise conclui-se que é plausível que a espécie pode estar tanto numa situação de baixo risco, como sob um grau elevado de ameaça. Portanto, espécies DD são consideradas prioritárias para a pesquisa.

São cinco os grupos de critérios utilizados para categorizar os graus de ameaça:

a. Redução do tamanho da população;
b. Distribuição geográfica;
c. População pequena e em declínio;
d. População muito pequena e restrita;
e. Análises quantitativas.

Os processos nacionais e estaduais têm se fundamentado, para a maior parte das espécies, nos dados de distribuição e habitat, uma vez que dados sobre tamanho populacional estão disponíveis apenas para uma pequena parte das espécies. Sendo assim, uma das informações mais relevantes para as avaliações de risco são as de distribuição das espécies e disponibilidade e perda de habitat.

Além da avaliação de risco, os processos de avaliação do estado de conservação são utilizados para identificar locais prioritários para conservação, monitorar as mudanças de estado na biodiversidade e fundamentar as políticas de conservação da biodiversidade (RODRIGUES et al., 2006). Além disso, é importante que os resultados das análises de risco também fomentem políticas de ciência e tecnologia, uma vez que apontam hiatos de conhecimento para uma avaliação fundamentada do estado de conservação da fauna, criando demandas de investimentos para viabilizar a avaliação de risco de espécies pouco conhecidas.

Outro fator importante, e o primeiro a ser considerado em qualquer avaliação de risco, é a segurança taxonômica. Esta é a primeira questão discutida antes das análises de distribuição, populações e ameaças. As orientações da IUCN apontam que espécies com incertezas taxonômicas devem ser consideradas deficientes de dados (IUCN, 2014). Existe, então, um crescente esforço em avaliar o estado de conservação das poneromorfas, mas isso torna explícita a necessidade de mais estudos taxonômicos, organização e ampliação dos bancos de dados de distribuição, assim como de pesquisas básicas para que possamos ter uma visão adequada do estado de conservação dessas formigas no Brasil.

No Brasil, a primeira iniciativa de avaliação do estado de conservação de Ponerinae, e mesmo de formigas como um todo, foi feita pelo CEPEC e pela UESC, em 2000, através de um financiamento

obtido junto à Zoological Society of Chicago, viabilizado através do Grupo de Especialistas em Insetos Sociais da IUCN. Este trabalho inicial possibilitou a organização e geração de novas informações sobre *Dinoponera lucida* Emery 1901. Esta espécie foi o alvo da pesquisa inicial, pois os dados disponíveis já indicavam uma situação de risco. Através destes primeiros dados organizados e da participação do mesmo grupo de pesquisa no processo de elaboração da lista nacional de espécies ameaçadas, determinou-se a inclusão de *D. lucida* na lista de espécies ameaçadas do Brasil em 2003, enquanto *Simopelta minima* (BRANDÃO, 1989) (Figura 30.3) foi dada como extinta, na Instrução Normativa 003, de 2003 (BRASIL-MMA, 2003) (ver comentário a seguir). Paralelamente, em 2001, no XV Encontro de Mirmecologia, realizado em Londrina, PR, foi organizado um workshop sobre formigas ameaçadas com o objetivo de apresentar e discutir a questão da avaliação de estado de conservação de Formicidae. Desde então, o grupo vem sendo incluído em processos de avaliação do estado de conservação da biodiversidade tanto nacionais quanto estaduais.

No recentemente finalizado processo nacional de avaliação do estado de conservação da fauna, 95 espécies de formigas foram avaliadas, entre elas 30 poneromorfas. Como resultado deste processo, 13 espécies de formigas constam da lista nacional dentre as 1.173 espécies ameaçadas de extinção do Brasil, entre elas uma Amblyoponinae [*Stigmatomma cleae* Delabie 2002, critério CR da IUCN] (Figura 30.7); uma Ectatomminae [*Gnamptogenys wilsoni* Lattke 2007, EN] (Figura 30.6) e duas Ponerinae [*Anochetus oriens* Kempf, 1964, VU (Figura 30.4); *Dinoponera lucida* Emery 1901, em (Figura 30.5)] (Portaria ICMBio 444/2014). Por sua vez, *Simopelta minima* (Figura 30.3) foi retirada da lista oficial por ter sido reencontrada em uma área de reserva situada no município de Viçosa, MG, a mais de 1.000 km da localidade original (Ilhéus, BA) para a qual se acreditava até então que ela estivesse restrita (BRANDÃO et al., 2008). Essa espécie foi, então, avaliada pela comissão como DD (Dados insuficientes, segundo os critérios da IUCN).

Reproduzimos a seguir as justificativas produzidas pelo grupo de especialistas para avaliação de risco de Formicidae para as categorias de risco e critérios utilizados para inserir na lista vermelha nacional as quatro espécies de poneromorfas categorizadas como ameaçadas pelos critérios IUCN no Brasil (ICMBio, 2014):

***Anochetus oriens* Kempf, 1964 (Figura 30.4)**

Vulnerável – VU B1 ab(iii)

Anochetus oriens é endêmica do Brasil, conhecida de três localidades, uma no Espírito Santo, na REBIO de Sooretama, e duas no estado da Bahia, nos municípios de Castro Alves e Jussari. A área inserida na Extensão de Ocorrência da espécie, calculada em 8.700km², encontra-se intensamente fragmentada devido ao uso do solo pela agricultura, pecuária, silvicultura, urbanização e poluição. Portanto, a população está severamente fragmentada e

FIGURA 30.3 - Operária de *Simopelta minima* (BRANDÃO, 1989), parátipo, Ilhéus (BA). Dada como extinta em 2003, ela foi reencontrada em 2008 em Viçosa (MG). Imagem: Juliana Martins da Silva-Freitas.

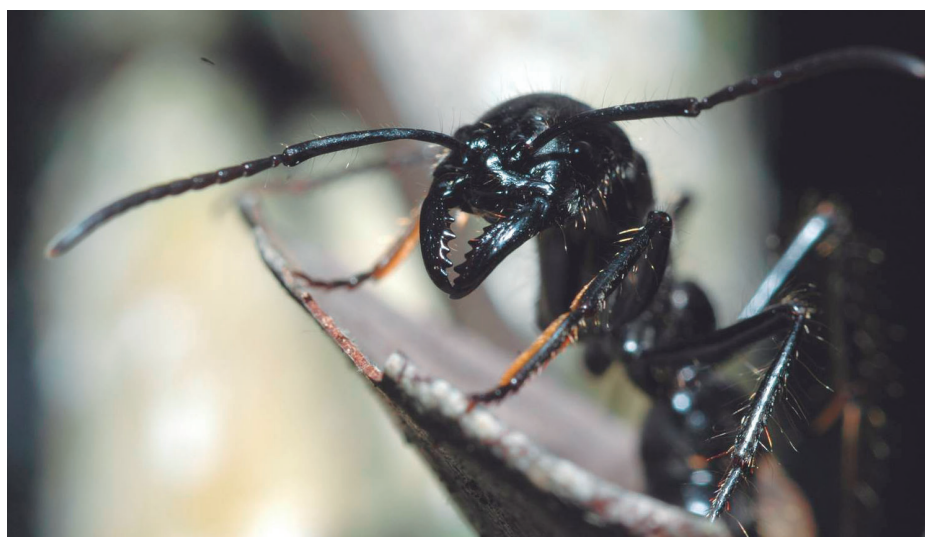
existe um declínio continuado da qualidade do habitat. Dessa forma, *A. oriens* foi categorizada como Vulnerável – VU, pelos critérios B1ab(iii).

Dinoponera lucida Emery 1901 (Figura 30.5)

Em Perigo – EN B2 ab (ii,iii,iv)

Dinoponera lucida é uma espécie endêmica do Corredor Central da Mata Atlântica, que se estende do sul da Bahia até o Espírito Santo e ocupa pequenas áreas de floresta isolada do leste de Minas Gerais. A área de ocupação foi calculada em 156 km², e a fragmentação de habitat, em decorrência da ação antrópica (agricultura, silvicultura, produção de carvão, pecuária) resulta no isolamento de populações, visto que elas se tornam incapazes de colonizar a distância. O sistema de reprodução da espécie agrava a situação de conservação, pois as novas colônias são produzidas a partir da fissão de colônias estabelecidas, tornando sua distribuição

FIGURA 30.4 - Operária de *Anochetus oriens* Kempf, 1964, Guaratinga (BA). Imagem: Juliana Martins da Silva-Freitas.

FIGURA 30.5 - Operária de *Dinoponera lucida* Emery 1901, Barrolândia, Belmonte (BA). Imagem: Maurice Leponce.

agregada e aumentando as taxas de endogamia entre colônias. Isso tem levado a extinções locais da espécie (subpopulações), principalmente no sul da Bahia e no nordeste de Minas Gerais, onde a perda e a fragmentação de habitat são mais expressivas. Portanto, *D. lucida* foi categorizada como Em Perigo – EN, pelos critérios B2 ab (ii,iii,iv).

***Gnamptogenys wilsoni* Lattke 2007 (Figura 30.6)**

Em Perigo – EN B2ab(iii)

Gnamptogenys wilsoni é endêmica do Brasil, conhecida por dois exemplares capturados em Ilhéus, na Bahia. Apesar das intensas amostragens realizadas na região, não há registros de sua presença nos últimos dez anos e, portanto, sua distribuição continua restrita à área do CEPEC (Centro de Estudos de Pesquisas do Cacau), resultando em uma área de ocupação menor que 20km². A alteração no manejo dos cacauais gera uma variedade de efeitos negativos às populações de formigas, como utilização de fungicidas, que alteram a taxa de decomposição da serapilheira. Além disso, ocorre a diminuição no sombreamento e consequentemente do efeito de floresta que os cacauais exercem, e isso também aumenta o impacto de chuvas, bem como a amplitude térmica ao nível do solo. Considerando a única localização, a área de ocupação menor que 20km², a existência de ameaça e declínio de qualidade de habitat, *G. wilsoni* foi categorizada como Em Perigo (EN) segundo o critério B2ab(iii).

***Stigmatomma cleae* Delabie 2002 (Figura 30.7)**

Criticamente em perigo - CR B1ab(iii)+2ab(ii, iii)

Stigmatomma cleae é conhecida apenas da localidade-tipo, no centro-sul baiano, em Itororó/BA. O único registro foi realizado em 2002, e apesar dos frequentes esforços de coleta nas áreas apropriadas à sobrevivência da população e com utilização dos métodos de coleta adequados, a distribuição não foi ampliada. Além disso, é uma espécie facilmente identificável. O registro foi realizado apenas em fragmentos de mata estacional decidual

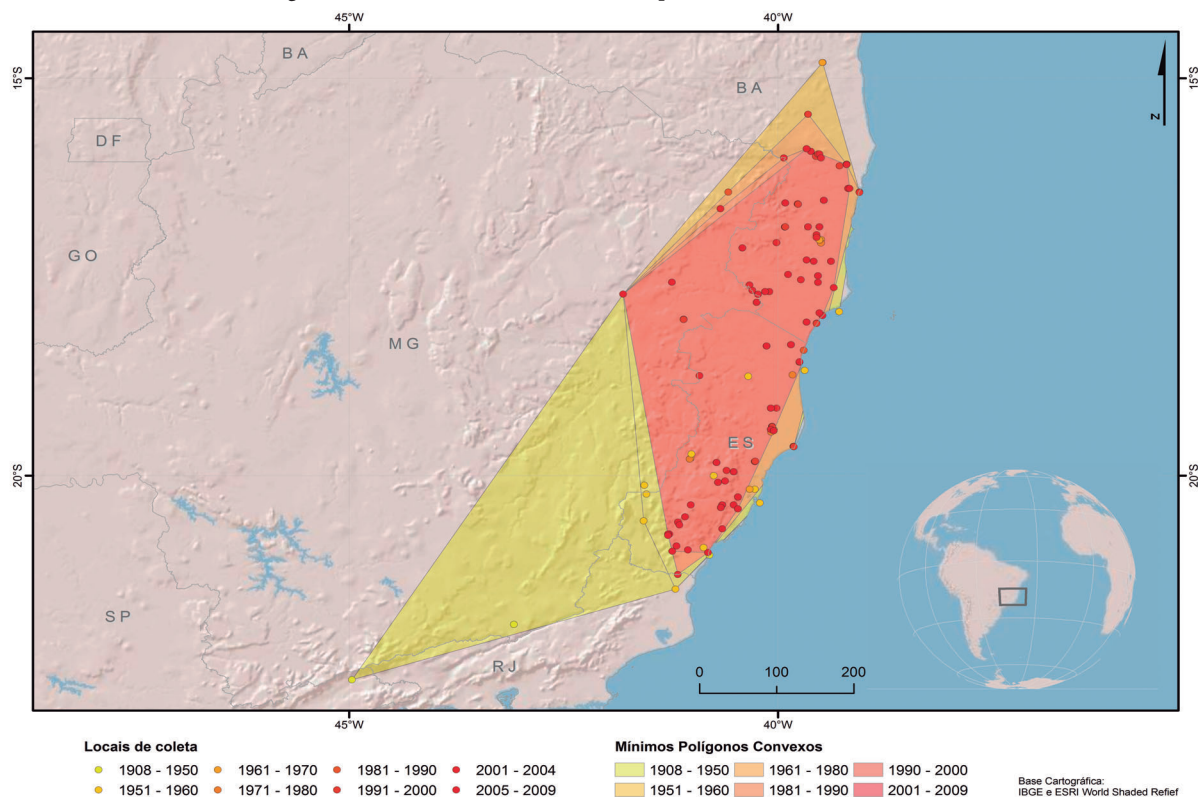
FIGURA 30.6 - Operária de *Gnamptogenys wilsoni* Lattke 2007, Ilhéus (BA).
Imagem: Juliana Martins da Silva-Freitas

FIGURA 30.7 - Operária de *Stigmatomma cleae* Delabie 2002, Itororó (BA).
Imagem: Juliana Martins da Silva-Freitas

do bioma Mata Atlântica, que sofre intensa conversão por pecuária (formação de pastagens), que remove a vegetação nativa, ocasionando fragmentação severa da população, restando, portanto, uma área de ocupação menor que 10km², com declínio continuado da qualidade do habitat. Portanto, *S. cleae* foi categorizada como Criticamente em Perigo - CR pelos critérios **B1ab(iii)+2ab(ii,iii)**.

Estudo de caso: A perda histórica de habitat por *Dinoponera lucida* no Brasil

Os altos níveis de fragmentação e degradação do habitat de *D. lucida* são fatos relevantes para a mobilidade da espécie, especificamente devido às particularidades inerentes a sua biologia, visto que esta espécie não possui fêmeas aladas, o que limita a capacidade de dispersão de suas populações. Desta forma, a baixa densidade populacional da *D. lucida* aliada à sua distribuição geográfica – restrita à Mata Atlântica – vêm implicando em grande risco de extinção para a espécie, já que o tamanho total de sua população é relativamente pequeno. É evidente a diminuição do seu habitat devido à pressão antrópica. Decorrente desses problemas, a distribuição de *D. lucida* vem passando por um processo de regressão geográfica (Figura 30.8, construída a partir de dados de coleções e observações recentes, agrupados por décadas de coleta. Os grupos foram usados para estimativas de distribuição em épocas pretéritas pelo método dos Mínimos Polígonos Convexos (JENNRICH; TURNER, 1969). Os resultados foram sobrepostos no SIG para gerar um cenário da variação da distribuição potencial de *D. lucida* ao longo do tempo). A espécie já alcançou no sul o Vale do Ribeira, no estado de São Paulo, e o sul do estado de Minas Gerais onde era conhecida até o início do século XX; ao norte, era encontrada pelo menos até o município de Jussari até a década de 1960 (Figura 30.8). Em 2015, a espécie ocorre somente no sul e extremo sul da Bahia, em algumas áreas isoladas do leste do estado de Minas Gerais e na metade norte do estado do Espírito Santo, na área correspondente ao corredor central da Mata Atlântica. O mapa mostra que a distribuição atual divide-se em duas regiões de maior ocorrência: a formiga ainda mantém uma população considerável na metade norte do estado do Espírito Santo; no sul da Bahia, as populações já foram localmente extintas ou são atualmente extremamente fragmentadas, uma vez que o uso da terra tem passado por uma evolução que, decisivamente, tem implicado em alterações significativas na cobertura vegetal e, consequentemente, contribuído para diminuir ou acelerar a fragmentação do habitat de *D. lucida*. Nessas regiões e mais localmente no norte do Espírito Santo, o principal problema é o desmatamento resultante da instalação de projetos agroflorestais como o cultivo de *Eucalyptus* spp. Nessas áreas, as perspectivas de extinções locais em curto prazo são extremamente grandes.

FIGURA 30.8 – Polígono delineando a distribuição pretérita e atual de *Dinoponera lucida* nos estados da Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais e São Paulo, margeando a costa do Oceano Atlântico (adaptado de PEIXOTO et al., 2010)

Consequências das mudanças climáticas sobre as poneromorfas - Estudo de caso: *Dinoponera lucida*

As mudanças climáticas são atualmente consideradas uma das principais ameaças à biodiversidade no planeta. No entanto, em função da complexidade da sua abordagem e da falta de políticas públicas que focalizam esses problemas, as mudanças climáticas ainda não são explicitamente inseridas nos métodos de avaliação de risco, tais como os definidos pela IUCN. Os dados médios globais da temperatura da superfície da Terra mostram um aquecimento de 0,85ºC (0,65-1,06ºC) entre 1880 e 2012. Esse aumento, por sua vez, é relativamente pequeno se comparado às projeções de aquecimento para o século XXI. De acordo com as projeções do quarto relatório do Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (Intergovernamental Panel on Climate Change - IPCC), a temperatura média global poderá subir em 5°C até o ano de 2100 (IPCC 2014). O aquecimento global poderá conduzir a uma perda total ou parcial das espécies e as mais afetadas serão aquelas com distribuições limitadas e as mais especializadas em termos de exploração de recursos (MALCOLM E MARKHAM, 2000; SIQUEIRA, 2005).

Muito tem se falado sobre o efeito das mudanças climáticas na biodiversidade (ARAUJO; RAHBEK, 2006; HAMPE; PETIT, 2005; HELLER; ZAVALETA, 2009; THOMAS, 2014) e já existem estudos relacionando essas mudanças sobre a biologia e distribuição de diversas espécies de Formicidae, em particular invasivas (ROURA-PASCUAL et al., 2004; SUTHERST; MAYWALD, 2005; DUNN et al., 2009, BERTELSMEIER et al., 2013, por exemplo). Ainda, alguns estudos citam possíveis influências destas mudanças em poneromorfas (LARSEN et al., 2011), mas ainda são necessários estudos que relacionem diretamente os impactos destas mudanças na conservação destas formigas.

A modelagem computacional é uma ferramenta que está sendo bastante utilizada nos estudos dos efeitos das mudanças climáticas na distribuição espacial da diversidade biológica. Os modelos fornecem informações sobre as possibilidades de determinada espécie se extinguir; ou sobre os prováveis locais para onde estas migrarão de acordo com as alterações do clima (SIQUEIRA; DURIGAN 2007).

Entre as Ponerinae, *Dinoponera lucida* apresenta características que a colocam como uma espécie potencialmente afetada pelas mudanças

climáticas, isto se dá pelo fato desta espécie ser endêmica da Mata Atlântica, com distribuição limitada ao sul da Bahia, norte do Espírito Santo, e fragmentos localizados no nordeste de Minas Gerais, além de apresentar demandas específicas de habitat (CAMPIOLO; DELABIE, 2008). Recentemente, essa espécie foi categorizada como "Em Perigo", em função da disponibilidade e fragmentação de seu habitat (Portaria ICMBio 444/2014). Em função da disponibilidade de dados sobre esta espécie, ela foi utilizada em um estudo de caso sobre o impacto das mudanças climáticas na conservação de Ponerinae, através de modelos capazes de fornecer informações sobre a distribuição preditiva de *Dinoponera lucida,* de modo que sejam analisados os possíveis efeitos das mudanças climáticas na sua distribuição.

Foram utilizados registros de ocorrência de *Dinoponera lucida* obtidos a partir de dados de museus e da literatura, completados por uma checagem de campo, permitindo a elaboração de uma base de dados fornecendo uma visão mais completa da distribuição pretérita e atual da formiga. Foi verificada também a ocorrência de erros de omissão e sobreprevisão. Os erros de omissão são pontos considerados de ausência potencial, mas em que a espécie ocorre efetivamente, enquanto os erros de sobreprevisão correspondem a pontos potenciais de ocorrência quando, na verdade, a espécie não está presente (LEITE, 2006). As situações potencialmente mais graves ocorrem nos erros de omissão (MATOS, 2010). Já os erros de sobreprevisão não são considerados tão graves, pois a área de ocorrência prevista pelo modelo pode ser adequada à espécie, embora não tenha sido plenamente amostrada, uma vez que fatores topológicos e biológicos podem impedir que a espécie ocupe integralmente a região (PIO, 2010; GIOVANELLI et al., 2008).

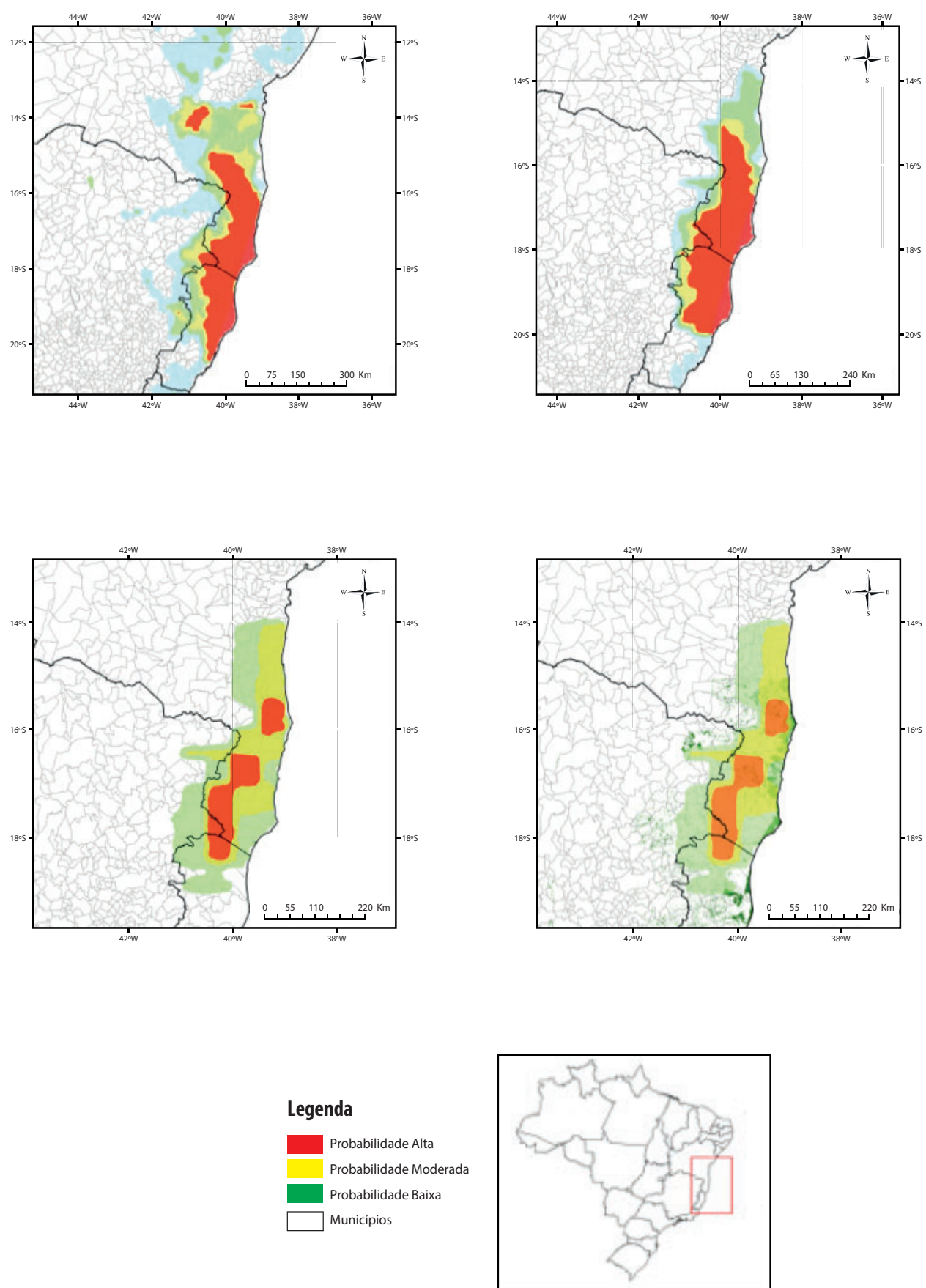
Os dados sobre o clima pretérito, atual e futuro foram obtidos a partir do banco de dados Worldclim, versão 1.4, que é baseado em condições climáticas registradas em cerca de 50.000 locais para a precipitação e 25.000 locais para a temperatura entre 1900 e 1950, 1950 e 2000, 2000 e 2050 (http://www.Worldclim.org; HIJMANS *et al*. 2005).

As variáveis ambientais utilizadas foram obtidas a partir da base de dados do Worldclim: temperatura média anual, variação diurna média, isotermalidade, sazonalidade de temperatura, temperatura máxima no período mais quente, temperatura mínima no período mais frio, variação de temperatura anual, temperatura média no trimestre mais úmido, temperatura média no trimestre mais seco, temperatura média no trimestre mais quente, temperatura média no trimestre mais frio, precipitação anual, precipitação no período mais úmido, precipitação no período mais seco, sazonalidade da precipitação, precipitação no trimestre mais úmido, precipitação no trimestre mais seco, precipitação no trimestre mais quente, precipitação no trimestre mais frio.

Os registros de ocorrência da espécie associados às bases ambientais foram usados para modelar a sua distribuição geográfica potencial aplicando o GARP (STOCKWELL, 1999). Foram selecionados registros de ocorrência da espécie datados a partir de 1950, em função da disponibilidade de dados climáticos para o mesmo período. Para a modelagem, foi utilizado o openModeller, um ambiente computacional para a geração de modelos de distribuição potencial de espécie (openModeller, 2008, disponível em http://openmodeller.sourceforge.net/). Para validar os modelos gerados foi utilizada a estatística AUC (*area under curve*). AUC consiste na área sob a curva obtida através do gráfico receptor-operador (ROC-plot). Essa área é tomada como uma medida de acurácia do modelo e caracteriza o seu desempenho (FIELDING; BELL, 1997; PHILIPS et al., 2006). Quanto mais próximas de 1,0 e mais distante de 0,5 for a área sob a curva, maior será a acurácia do modelo (ELITH; LEATHWICK, 2007).

Para verificar se as distribuições potenciais atual e pretérita corroboram a distribuição conhecida, os modelos gerados foram sobrepostos ao mapa de municípios brasileiros (IBGE). Em seguida, os mapas de distribuição futura foram sobrepostos ao mapa da cobertura florestal da Mata Atlântica (FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA e INPE, 2014) para verificar se, no futuro, *D. lucida* estará incluída nos remanescentes de Mata Atlântica. Posteriormente, foi verificado o total de área de distribuição potencial perdida e se houve modificação na ocupação para locais de altitudes mais elevadas.

De acordo com os resultados de desempenho através da estatística AUC, os modelos apresentaram desempenho satisfatório para o passado, presente e futuro. O valor de AUC foi de 0,98 para a distribuição pretérita (Figura 30.9a). Isso demonstrou que a área de distribuição era maior do que

Figura 30.9 – Mapas da distribuição de *D. lucida* sobrepostos ao mapa de municípios brasileiros gerados pelo GARP: a) Mapa de distribuição potencial pretérita; b) Mapa de distribuição potencial presente; c) Mapa de distribuição potencial futura; d) Mapa da distribuição futura sobreposto ao mapa de remanescentes florestais da Mata Atlântica.

a atual (Figura 30.9b) e corrobora a distribuição conhecida passada de *D. lucida,* exceto pelo fato de que tanto para o presente quanto para o passado o GARP apresentou erro de sobreprevisão, apontando áreas em que a espécie tem potencial para ocorrer, devido às condições climáticas favoráveis a sua instalação. Deste modo, este modelo mostrou melhor desempenho para representar a distribuição potencial de *D. lucida*.

De acordo com os mapas gerados pelo algoritmo, observou-se que a área de distribuição potencial de *D. lucida* será reduzida em 2050. O mapa gerado pelo GARP (Figura 9c) mostra ainda que além da redução, as áreas próximas ao litoral deixarão de ser ocupadas.

Ao sobrepor os mapas de projeções futuras ao mapa atual de remanescentes da Mata Atlântica (Fig. 9d), foi possível verificar que *D. lucida* não estará fortemente dissociada aos remanescentes florestais. Deve-se considerar que essa situação tem tendência ainda a piorar, em vista que o desmatamento continua, apesar das menores taxas. Além disso, grande parte das Unidades de Conservação onde a espécie ocorre situa-se na faixa litorânea, a qual não deverá mais abrigar a espécie em função das mudanças climáticas. O processo de regressão geográfica de *D. lucida* estará cada vez mais relacionado à destruição do seu habitat original com o isolamento das populações, resultando na redução cada vez mais acentuada de suas áreas de ocorrência natural (CAMPIOLO; DELABIE 2008; COIMBRA-FILHO; CÂMARA, 1996).

Nos modelos de distribuição potencial futura, regiões com altitudes de até 1200m foram apontadas como locais ideais para a permanência de *Dinoponera lucida.* Porém, a colonização dessa espécie parece limitada a altitudes de até 800m, mesmo que existam próximos aos locais conhecidos de ocorrência dessa espécie fragmentos florestais em excelente estado de conservação (PEIXOTO et al., 2010). Comparando os modelos de distribuição potencial presente e distribuição potencial futura, gerados pelo GARP, estimou-se que o percentual da área perdida foi de 62%. Os modelos apresentaram resultados tecnicamente satisfatórios para avaliar a distribuição de *Dinoponera lucida* e sugerem que a área de distribuição da espécie deverá ser afetada pelas mudanças climáticas globais, com redução da mesma. Além disso, áreas próximas ao litoral também deixarão de ser adequadas para essa espécie.

Referências

ARAÚJO, M.B.; RAHBEK, C. How does climate change affect biodiversity? **Science**, v. 313, n. 5792, p. 1396, 2006.

BERTELSMEIER, C.; GUÉNARD, B.; COURCHAMP, F. Climate change may boost the invasion of the Asian needle ant. **PloS One**, v. 8, n. 10, p. e75438, 2013.

BRANDÃO, C. R. F.; FEITOSA, R. M.; SCHMIDT, F. A. & SOLAR, R. R. D. C. Rediscovery of the putatively extinct ant species *Simopelta minima* (Brandão) (Hymenoptera, Formicidae), with a discussion on rarity and conservation status of ant species. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 52, n. 3, p. 480-483, 2008.

BRANDÃO, C. R. F.; SILVA, R. R.; DELABIE, J. H. C. Neotropical ants (Hymenoptera) functional groups: nutritional and applied implications. In: PANIZZI, A.R.; PARRA, J.R.P. **Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management**, Boca Raton: CRC Press e EMBRAPA, 2012. p. 213-236.

BOS. E. S. **Cartographic Principles in Thematic Mapping.** ITC, The Netherlands. 1973.

CAMPIOLO, S.; DELABIE, J. H. C. *Dinoponera lucida* Emery 1901. In: MACHADO, A. B. M.; DRUMMOND, G. M.; PAGLIA, A. P. **Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, Biodiversidade, 2008. 388-389

CASSANO, C. R.; SCHROTH, G.; FARIA, D.; DELABIE, J. H.; BEDE, L.; OLIVEIRA, L. C.,; MARIANO-NETO, E. Desafios e recomendações para a conservação da biodiversidade na região cacaueira do sul da Bahia. **Boletim Técnico CEPLAC/CEPEC** nº 205. 2014. 54p.

COIMBRA FILHO, A. F. **Os Limites Originais do Bioma Mata Atlântica na Região Nordeste do Brasil**. Rio de Janeiro: FBCN, 1996. 86 p.

DELABIE, J. H. C.; AGOSTI, D.; NASCIMENTO, I. C. Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. In: AGOSTI, D.; MAJER, J.; ALONSO, L.; SCHULTZ, T. (Eds.) **Sampling Ground-dwelling Ants: Case Studies from the World's Rain Forests.** Australia: Curtin University of Technology School of Environmental, Biology Bulletin, n. 18, p. 1-17. 2000.

DELABIE, J. H. C.; BLARD, F. The tramp ant *Hypoponera punctatissima* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae): new records from the southern hemisphere. **Neotropical Entomology**, v. 31, n. 1, p. 149-151, 2002.

DELABIE, J. H. C.; JAHYNY, B.; NASCIMENTO, I. C.; MARIANO, C. S.; LACAU, S.; CAMPIOLO, S.; PHILPOTT, S. M.; LEPONCE, M. Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic Forest fauna of southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, n. 8, p. 2359-2384, 2007.

DELABIE, J. H. C.; SANTOS, R. J.; CARMO, A. F. R.; MATOS, I. S.; STRENZEL, G. M. R.; MARIANO, C. S. F. Regional diversity and resource use in the ant genus *Pachycondyla* in southeastern Bahia, Brazil (Hymenoptera; Formicidae: Ponerinae). In: **5th Central European Workshop of Myrmecology**, Abstract. Austria, 2013. p. 72

DUNN, R. R., D. AGOSTI, A. N. ANDERSEN, X. ARNA, C. A. BRUHL, X. CERDA, A. M. ELLISON, B. L. FISHER, M. C. FITZPATRICK, H. GIBB, N. J. GOTELLI, A. D. GOVE, B. GUENARD, M. JANDA, M. L E. KASPARI, E. J. LAURENT, J.-P. LESSARD, J. T. LONGINO, J. D. MAJER, S. B. MENKE, T. P. MCGLYNN, C. L. PARR, S. M. PHILPOTT, M. PFEIFFER, J. RETANA, A. V. SUAREZ, H. L. VASCONCELOS, M. D. WEISER & N. J. SANDERS Climatic drivers of hemispheric asymmetry in global patterns of ant species richness. **Ecology Letters**, v. 12, n. 4, p. 324-333, 2009.

ELITH, J.; LEATHWICK, J. Predicting species distributions from museum and herbarium records using multiresponse models fitted with multivariate adaptive regression splines. **Diversity and Distributions**, v. 13, n. 3, p. 265-275, 2007.

ELITH, J; GRAHAM, C. H.; ANDERSON, R.; DUDI, K. M.; FERRIER, S.; GUISAN, A.; HIJMANS, R. J.; HUETTMANN, F.; LEATHWICK, J. R.; LEHMANN, A.; LI, J.; LOHMANN, L. G.; LOISELLE, B. A.; MANION, G.; MORITZ, C.; NAKAMURA, M.; NAKAZAWA, Y.; OVERTON, J. M.; PETERSON, A. T.; PHILLIPS, S. J.; RICHARDSON, K.; SCACHETTI-PEREIRA, R.; SCHAPIRE, R. E.; SOBERON, J.; WILLIAMS, S.; WISZ, M. S.; ZIMMERMANN, N. E. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. **Ecography**, v. 29, n. 2, p. 129-151, 2006.

FIELDING, A. H.; BELL, J. F. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. **Environmental Conservation**, v. 24, n. 1, p. 38-49, 1997.

FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA; INPE. **Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica Período 2012-2013 Relatório Técnico**, São Paulo, 2014.

GIOVANELLI, J. G. R.; ARAUJO, C. O.; HADDAD, C. F. B.; ALEXANDRINO, J. Modelagem do nicho ecológico de *Phyllomedusa ayeaye* (Anura: Hylidae): previsão de novas áreas de ocorrência para uma espécie rara. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 3, n. 2, p. 59-65, 2008.

HAMPE, A.; PETIT, R. J. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. **Ecology Letters**, v. 8, n. 5, p. 461-467, 2005.

HELLER, N. E.; ZAVALETA, E. S. Biodiversity management in the face of climate change: a review of 22 years of recommendations. **Biological Conservation**, v. 142, n. 1, p. 14-32, 2009.

HIJMANS, R. J., CAMERON, S. E., PARRA, J. L., JONES, P. G.; JARVIS, A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 25, n. 15, p. 1965-1978, 2005.

HOLWAY, D. A.; LACH, L.; SUAREZ, A. V.; TSUTSUI, N. D.; CASE, T. J. The causes and consequences of ant invasions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, p. 181-233, 2002.

ICMBio. Lista de espécies ameaçadas da fauna brasileira, 2014. Disponível em: <http://www.icmbio.gov.br/portal/biodiversidade/fauna-brasileira/lista-de-especies>; Acessado em 11 mar 2015, 03:46:12.

IUCN. **Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional and National Levels: Version 4.0**. Prepared by the IUCN Species Survival Comission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U.K. 2010

IUCN Standards and Petitions Subcommittee. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 11. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee. Disponível em <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf. 2014>. Acesso em: 09 mar. 2014, 11:14:30.

IPCC, 2014: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. **Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change** [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L.White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1132 pp

JENNRICH, R. I.; TURNER, F. B. Measurement of non-circular home range. **Journal of Theoretical Biology**, v. 22, n. 2, p. 227-237. 1969. doi: 10.1016/0022-5193(69)90002-2.

LARSEN, T. H.; ESCOBAR, F.; ARMBRECHT, I. Insects of the tropical Andes: diversity patterns, processes and global change. In: In S. K.Herzog, R. Martinez, P. M.Jorgensen, and H. Tiessen. (Eds.) **Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes**. Inter-American Institute of Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), São José dos Campos and Paris, p. 228-244, 2011.

LEITE, L. O. **Análise de Endemismo, Variação Geográfica e Distribuição Potencial das Espécies de Aves Endêmicas do Cerrado**. Tese (Doutorado em Biologia Animal). Brasilia: UNB, 2006.

MACKAY, W. P.; MACKAY, E. **The Systematics and Biology of the New World Ants of the Genus *Pachycondyla***. Lewiston: Edwin Mellen Press, 2010.

MALCOLM, J. R.; MARKHAM, A. **Global warming and terrestrial biodiversity decline**. WWF, 2000.

MARQUES-SILVA, S.; MATIELLO-GUSS, C. P.; DELABIE, J. H. C.; MARIANO, C. S. F.; ZANUNCIO, J. C.; SERRA, J. E. Sensilla and secretory glands in the antennae of a primitive ant: *Dinoponera lucida* (Formicidae: Ponerinae). **Microscopy Research and Technique**, v. 69, n. 11, p. 885-890, 2006.

MATOS, R. S. **Avaliação das Ferramentas de Modelagem Preditiva de Nicho Fundamental para Espécies de Aves do Parque Estadual da Serra do Mar e Núcleo São Sebastião - SP**. 2010. Dissertação (Mestrado em Recursos Florestais) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2010.

McGLYNN, T. P. The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. **Journal of Biogeography**, v. 26, n. 3, p. 535-548, 1999.

MMA, Instrução Normativa Nº 003, DE 26 DE MAIO DE 2003. Disponível em: <http://www.icmbio.gov.br/sisbio/images/stories/instrucoes_normativas/IN_03_2003_MMA_FaunaAmeacada.pdf. 2003>. Acesso em: 09 mar 2014, 11:29:57.

MMA, Portaria Nº 444, DE 17 DE DEZEMBRO DE 2014, disponível em: <http://www.icmbio.gov.br/cepsul/images/stories/legislacao/Portaria/2014/p_mma_444__lista_esp%C3%A9cies_ame%C3%A7adas_extin%C3%A7%C3%A3o.pdf>. 2014 Acesso em: 09 mar 2014, 11:28:35. Openmodeller. Versão 1.5.0. Disponível em <http://openmodeller.sourceforge.net>. Acesso em 11/2014

PASCAL, M.; LORVELEC, O.; VIGNE, J.-D. **Invasions Biologiques et Extinctions: 11000 ans d'Histoire des Vertébrés en France**. Paris: Quae Éditions, 2006. 350 p.

PASSERA, L. Characteristics of tramp species. In: WILLIAMS, D.F. **Exotic ants: Biology, Impact, and Control of Introduced Species,** p. 23-43, Colorado: Westview Press. 1994.

PEIXOTO, A. V., CAMPIOLO, S.; DELABIE, J. H. C. 2010. Basic ecological information about the threatened ant, *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae), aiming its effective long-term conservation. Pp. 183-213. In TEPPER, G.H. (Ed.). **Species Diversity and Extinction.** New York: Nova Science Publisher, Inc.. 2010.

PEIXOTO, A. V.; CAMPIOLO, S.; LEMES, T. N.; DELABIE, J. H. C.; HORA, R. R. Comportamento e estrutura reprodutiva da formiga *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 52, n. 1, p. 88-94, 2008.

PHILLIPS, S. J.; ANDERSON, R. P.; SCHAPIRE, R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological Modelling**, v. 190, n. 3, p. 231-259, 2006.

PIO, B. L. A. **Comparação da distribuição geográfica potencial do buriti, *Mauritia flexuosa* L. (Araceae), gerada por diferentes modelos preditivos**. Dissertação (Mestrado em Ecologia), Universidade de Brasília, Brasília, 2010.

RODRIGUES, A. S., PILGRIM, J. D., LAMOREUX, J. F., HOFFMANN, M., & BROOKS, T. M. The value of the IUCN Red List for conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 21, n. 2, p. 71-76, 2006.

ROURA-PASCUAL, N., A. SUAREZ, C. GÓMEZ, P. PONS, Y. TOUYAMA, A. L. WILD, A. T. PETERSON. Geographical potential of Argentine ants (*Linepithema humile* Mayr) in the face of global climate change. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 271, n. 1557, p. 2527-2535, 2004.

SAX, D. F.; STACHOWICZ, J. J.; GAINES, S. D. **Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution and Biogeography**. Massachusetts: Sinauer Associates Incorporated, 2005. 495 p.

SCHROTH, G.; FARIA, D.; ARAUJO, M.; BEDE, L.; VAN BAEL, S. A.; CASSANO, C. R.; OLIVEIRA L. C.; DELABIE, J. H. C. Conservation in tropical landscape mosaics: the case of the cacao landscape of southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 8, p. 1635-1654, 2011.

SEIFERT, B. *Hypoponera ergatandria* (Forel, 1893) – a cosmopolitan tramp species different from *H. punctatissima* (Roger, 1859) (Hymenoptera: Formicidae). **Soil Organisms**, v. 85, n. 3, p. 189-201, 2013.

SIQUEIRA, M. F. **Uso de modelagem de nicho fundamental na avaliação do padrão de distribuição geográfica de espécies vegetais**. Tese (Doutorado) Escola de Engenharia de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Carlos. 2005.

SIQUEIRA, M. F.; DURIGAN, G. Modelagem da distribuição geográfica de espécies lenhosas de cerrado no Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 2, p. 233-243, 2007.

STOCKWELL, D. R. B. Genetic algorithms II. In: **Machine Learning Methods for Ecological Applications**. Springer US, p. 123-144, 1999.

SUTHERST, R. W.; MAYWALD, G. A climate model of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae): implications for invasion of new regions, particularly Oceania. **Environmental Entomology**, v. 34, n. 2, p. 317-335, 2005.

THOMAS, C. D.; CAMERON, A.; GREEN, R. E.; BAKKENES, M.; BEAUMONT, L. J.; COLLINGHAM, Y. C.; ERASMUS, B.N.; SIQUEIRA, M.; GRAINGER, A.; HANNAH, L.; HUGHES, L.; HUNTLEY, B.; JAARSVELD, A.S.; MIDGLEY, G.; MILES, L.; ORTEGA-HUERTA, M. A.; PETERSON, T.; PHILLIPS, O. L. & WILLIAMS, S. E. Extinction risk from climate change. **Nature**, v. 427, n. 6970, p. 145-148, 2004.

TUCKER, C. J. Red and Photographic Infrared Linear Combinations for Monitoring Vegetation. **Remote Sensing of Environment**, v.8, n. 2, p. 127-150. 1979.

Autores dos capítulos do livro As formigas Poneromorfas do Brasil

Adolfo da Silva-Melo
Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências. Rio Claro, SP.
adolfoants@yahoo.com.br

Alexander V. Christianini,
Universidade Federal de São Carlos, Departamento de Ciências Ambientais, Centro de Ciências e Tecnologias para a Sustentabilidade. Sorocaba, SP.
avchrist@ufscar.br

Aline Silva
Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Biológicas. Ilhéus, BA.
asilva1@uesc.br

Ana Flávia Ribeiro do Carmo
Laboratório de Mirmecologia
Centro de Pesquisas do Cacau - CEPLAC
Caixa Postal 7
45600-970 Itabuna - Bahia - Brasil

Ananza Mara Rabello
Universidade Federal de Lavras, Departamento de Biologia, Setor de Ecologia e Conservação, Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, Laboratório de Ecologia de Formigas. Lavras, MG.
ananzamr@gmail.com

Anibal Ramadan Oliveira
Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Biológicas, Laboratório de Entomologia. Ilhéus, BA.
aroliveir@gmail.com

Antônio César Medeiros de Queiroz
Universidade Federal de Lavras, Departamento de Biologia, Setor de Ecologia e Conservação, Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, Laboratório de Ecologia de Formigas. Lavras, MG.
queirozacm@gmail.com

Arrilton Araujo
Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia – Centro de Biociências. Natal, RN.
arrilton@gmail.com

Benoit Jean Bernard Jahyny
Universidade Federal do Vale do São Francisco, Colegiado de Ciências Biológicas. Petrolina, PE.
benoit.jahyny@univasf.edu.br

Bhrenno Maykon Trad
Universidade Federal da Grande Dourados, Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Programa de Pós Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Laboratório de Ecologia de Hymenoptera. Dourados, MS.
crabrowasp@gmail.com

Boris Yagound
Université Paris-Nord, Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée. Villetaneuse, France.
boris.yagound@hotmail.fr

Brian L. Fisher
California Academy of Sciences, Departamento de Entomologia. San Francisco, California, Estados Unidos
bfisher@calacademy.org

Carla Rodrigues Ribas
Universidade Federal de Lavras, Departamento de Biologia, Setor de Ecologia e Conservação, Laboratório de Ecologia de Formigas. Lavras, MG.
crribas@gmail.com

Carlos Priminho Pirovani
Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Biológicas. Ilhéus, BA.
pirovani@uesc.br

Carlos Roberto F. Brandão
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Laboratório de Hymenoptera. São Paulo, SP.
crfbrand@usp.br

Chantal Poteaux
Université Paris-Nord,Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée. Villetaneuse, France.
poteaux@leec.univ-paris13.fr

Cléa dos Santos Ferreira Mariano
Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Biológicas, U.P.A. Laboratório de Mirmecologia CEPEC/ CEPLAC. Ilhéus, BA.
camponotu@hotmail.com

Deisylane Garcia
Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia, Centro de Biociências. Natal, RN.
Garciadeisylane.garcia@gmail.com

Dina Lillia Oliveira de Azevedo
Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia, Centro de Biociências. Natal, RN
dinalillia@gmail.com

Dominique Fresneau
Laboratoire d'Éthologie Expérimentale et Comparée, EA 4443, Université Paris 13. Villetaneuse, France
dominique.fresneau@leec.univ-paris13.fr

Edilberto Giannotti
Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências. Rio Claro, SP.
edilgian@rc.unesp.br

Fabian Camilo Prada-Achiardi
Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá D.C., Colombia.
fcpradaa@unal.edu.co

Fábio Souto Almeida
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Departamento de Ciências do Meio Ambiente, Instituto Três Rios. Três Rios, RJ.
fbio_almeida@yahoo.com.br

Fabricio B. Baccaro
Universidade Federal do Amazonas, Departamento de Biologia. Manaus, AM.
fbaccaro.ecolab@gmail.com

Flavia Esteves
California Academy of Sciences, Departamento de Entomologia. San Francisco, California, Estados Unidos
flaviaesteves@gmail.com

Fernando Fernández
Universidad Nacional de Colombia,Instituto de CienciasNaturales. Bogotá D.C., Colombia.
ffernandezca@unal.edu.co

Freddy Ruben Bravo Quijano
Universidade Estadual de Feira de Santana, Departamento de Ciências Biológicas. Feira de Santana, BA.
fbravo@uefs.br

Frederico Siqueira Neves
Universidade Federal de Minas Gerais, Laboratório de Ecologia de Insetos/LEI, ICB. Belo Horizonte, MG.
fred.neves@gmail.com

Gabriel Santos Silva
Universidade Federal da Grande Dourados, Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Programa de Pós Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Laboratório de Ecologia de Hymenoptera. Dourados, MS.
gabrielbiouesb@gmail.com

Gabriela P. Camacho
Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Departamento de Zoologia, Programa de Pós-Graduação em Entomologia. Curitiba, PR.
gabieco.camacho@gmail.com

Gil Marcelo Reuss Strenzel
Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais. Ilhéus, BA.
gmreuss@gmail.com

Helena Costa
Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Biológicas. Ilhéus, BA.
hcosta@uesc.br

Hilda Susele Rodrigues Alves
Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira, Centro de Pesquisas do Cacau, U.P.A. Laboratório de Mirmecologia UESC/CEPLAC. Ilhéus, BA.
susele.rodrigues@gmail.com

Igor Silva Santos
Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Baiano, Laboratório de Biologia Geral. Santa Inês, BA
santossigor@yahoo.com.br

Ingrid Araujo de Medeiros
Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia – Centro de Biociências. Natal, RN.
ingridaraujo_88@hotmail.com

Itanna O. Fernandes
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coordenação em Biodiversidade. Manaus, AM. Brasil.
itanna.fernandes@gmail.com

Jacques H.C. Delabie
Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira, Centro de Pesquisas do Cacau, U.P.A. Laboratório de Mirmecologia UESC/CEPLAC. Ilhéus, BA.
Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais. Ilhéus, BA.
jacques.delabie@gmail.com

Janiele Pereira da Silva
Universidade de São Paulo, Instituto de Psicologia, Departamento de Psicologia Experimental, Laboratório de Etologia, Ecologia e Evolução dos Insetos Sociais. São Paulo, SP.
janiele_pereira@yahoo.com.br

Janisete Gomes da Silva
Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Biológicas. Ilhéus-BA.
jgs10@uol.com.br

Jarbas Marçal Queiroz
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro,Departamento de Ciências Ambientais, Instituto de Florestas. Seropédica, RJ.
jarquiz@gmail.com

Jean -Paul Lachaud
Université de Toulouse UPS, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, CNRS-UMR. Toulouse, France.
El Colegio de La Frontera Sur, Dpto Conservación de La Biodiversidad, Quintana Roo, Mexico.
jean-paul.lachaud@univ-tlse3.fr
jlachaud@ecosur.mx

Jeniffer da Câmara Medeiros
Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia – Centro de Biociências.
Natal, RN.
jeniffercm@hotmail.com

John E. Lattke
Universidad Nacional de Loja, Dirección de Investigaciones, Biodiversidad, Bosques y Servicios Ecosistémicos. Loja, Ecuador.
piquihuye@gmail.com

Jonathan David Majer
Curtin University,
PO Box U1987,
Perth, WA 6845, Australia.
Biomonitoring International,
45, Ranford Way,
Hillarys, WA 6025, Australia.
jonathan.majer@biomonitoringinternational.com

Jorge L. P. de Souza
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coordenação em Biodiversidade CBio. Manaus, AM.
souza.jorge@gmail.com

José Eduardo Serrão
Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Geral. Viçosa, MG.
jeserrao@ufv.br

José G. Palacios-Vargas
Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Ecología y Sistemática de Microartrópodos. México, México.
troglolaphysa@hotmail.com

Juergen Heinze
LS Zoologie / Evolutionsbiologie
Universität Regensburg
D-93040 Regensburg, Alemanha
email: Juergen.Heinze@biologie.uni-regensburg.de

Juliana Martins S. Freitas
Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira, Centro de Pesquisas do Cacau, U.P.A. Laboratório de Mirmecologia UESC/CEPLAC. Ilhéus, BA.
Universidade Federal do Espírito Santo, Laboratório de Biodiversidade de Insetos. Vitória, ES.
julliana.martins@yahoo.com.br

Juliana Mendonça dos Santos Lopes
Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Biológicas, Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Laboratório de Entomologia. Ilhéus, BA.
julianabiologia@hotmail.com

Juliana Rocha da Silva
Universidade Estadual de Santa Cruz, Programa de Pós-Graduação em Biologia e Biotecnologia de Microrganismos (PPGBBM). Ilhéus, BA.
julirocha.bio@gmail.com

Lívia Pires do Prado
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade. São Paulo, SP
livia.pires7@gmail.com

Ludimilla Carvalho e Cerqueira Silva
Universidade Estadual de Santa Cruz, Programa de Pós-Graduação em Biologia e Biotecnologia de Microrganismos (PPGBBM). Ilhéus, BA.
ludimillacsilva@gmail.com

Luiza Carla Barbosa Martins
Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Geral. Viçosa, MG. Universidade Estadual do Maranhão, Departamento de Química e Biologia. Caxias, MA.
carlamarula@hotmail.com

Marco Antonio Costa
Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Biológicas. Ilhéus, BA.
costama@uesc.br

Maria Santina de Castro Morini
Universidade de Mogi das Cruzes, Núcleo de Ciências Ambientais, Laboratório de Mirmecologia. Mogi das Cruzes, SP.
mscmorini@gmail.com

Márlon César Pereira
Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Laboratório de Ecologia Comportamental. Dourados, MS.
marloncesarp@yahoo.com.br

Mônica Antunes Ulysséa
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade. São Paulo, SP
monicaulyssea@gmail.com

Natalia Araújo do Rosário
Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Zoologia. Ilhéus, BA.
natalia.araujorosario@yahoo.com.br

Nicolas Châline
Universidade de São Paulo, Instituto de Psicologia, Departamento de Psicologia Experimental, Laboratório de Etologia, Ecologia e Evolução dos Insetos Sociais. São Paulo, SP
nchaline@hotmail.fr

Paulo Robson de Souza
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação. Campo Grande, MS.
paulorobson.souza@gmail.com

Pollyanna Pereira dos Santos
Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Geral. Viçosa, MG.
pollyannaps@gmail.com

Renato Fontana
Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Biológicas. Ilhéus, BA.
rfontana@uesc.br

Rodolfo da Silva Probst
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade. São Paulo, SP
probstrodolfo@gmail.com

Rodrigo M. Feitosa
Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Departamento de Zoologia. Curitiba, PR.
rsmfeitosa@gmail.com

Rogério R. Silva
Museu Paraense Emílio Goeldi. Campus de Pesquisa - Coordenação de Ciências da Terra e Ecologia. Belém, PA
rogeriorosas@gmail.com

Rogério Silvestre
Universidade Federal da Grande Dourados, Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Programa de Pós Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade,Laboratório de Ecologia de Hymenoptera. Dourados, MS.
rogeriosilvestre@ufgd.edu.br

Ronara de Souza Ferreira
Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Agrárias, Departamento de Biologia. Alegre, ES.
ronara.ferreira@gmail.com

Rosa Gabriela Castaño-Meneses
Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Ecología de Artrópodos en Ambientes Extremos. Juriquilla, Querétaro, México.
gabycast99@hotmail.com

Sérvio Pontes Ribeiro
Universidade Federal de Ouro Preto, Laboratório de Ecologia Evolutiva de Insetos de Dossel e Sucessão natural/LEEIDSN, ICEB. Ouro Preto, MG.
spribeiro@iceb.ufop.br

Silvia das Graças Pompolo
Universidade Federal de Viçosa, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Biologia Geral, Laboratório de Citogenética de Insetos. Viçosa, MG.
spompolo@ufv.br

Sofia Campiolo
Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Biológicas. Ilhéus, BA.
sofia.campiolo@gmail.com

Stéphane Chameron
Université Paris-Nord, Laboratoire d'Ethologie Expérimentale et Comparée. Villetaneuse, France.
chameron@free.fr

Tercio da Silva Melo
Universidade Católica do Salvador, Centro de Ecologia e Conservação Ambiental. Salvador, BA.
terciosilvamelo@hotmail.com

Thalles P. L. Pereira
Universidade de São Paulo, Instituto de Biociência, Programa de Pós Graduação em Zoologia, Laboratório de Sistemática e Biogeografia de Díptera.São Paulo, SP.
thallesplp@gmail.com

Thamy Evellini
Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Biológicas, Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade. Ilhéus, BA. U.P.A. Laboratório de Mirmecologia, UESC/CEPLAC.
thamyevellini@yahoo.com.br

Victor Igor Aguiar Alarcon
Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências. São Paulo, SP.
victor2alarcon@gmail.com

Vinícius Marques Lopez
Universidade Federal da Grande Dourados, Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Laboratório de Ecologia de Hymenoptera. Dourados, MS.
vinicius_10lopez@hotmail.com

Wagner Gonzaga Gonçalves
Pós-Graduação em Biologia Celular e Estrutural
Universidade Federal de Viçosa
36570-900 - Viçosa, MG - Brasil

Waldemar Alves da Silva Neto
Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia – Centro de Biociências. Natal, RN
alvesneto@gmail.com

Wallace Felipe Blohem Pessoa
Universidade Estadual de Santa Cruz, Programa de Pós-Graduação em Biologia e Biotecnologia de Microrganismos (PPGBBM). Ilhéus, BA.
wallace_lipe@hotmail.com

Wesley Duarte da Rocha
Universidade Federal de Minas Gerais, Pós-Graduação ECMVS, Laboratório de Ecologia de Insetos. Belo Horizonte, MG;
U.P.A. Laboratório de Mirmecologia UESC/CEPLAC, Centro de Pesquisas do Cacau. Ilhéus, BA.
wd.darocha@gmail.com

William Fernando Antonialli-Junior
Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Laboratório de Ecologia Comportamental. Dourados, MS.
williamantonialli@yahoo.com.br

Índice Remissivo

C

D

E

F

G

H

I

J

K

L

M

N

O

P

Q

R

S

T

U

V

W

X